

TRANSPORTE DE SEMILLAS POR LAS OVEJAS TRASHUMANTES, Y SUS POTENCIALES IMPLICACIONES EN LA VEGETACIÓN

TESIS DOCTORAL

“ La dispersión de semillas a larga distancia o LDD es un proceso clave en ecología para explicar procesos ligados a metapoblaciones, colonización de nuevos ambientes o especies alóctonas naturalizadas. Las ovejas trashumantes, parte importante del paisaje ibérico durante siglos o incluso milenios, cubren distancias muy destacables en sus desplazamientos. Se revelan como importantes vectores, tanto para la epizoocoria o dispersión de semillas adheridas a su pelaje, como para la endozoocoria o dispersión en heces, aun cuando la depredación sobre estas últimas por hormigas pueda alcanzar grandes dimensiones. Tales procesos dispersivos, así como otras interacciones ecológicas de la oveja, muestran la importancia que la ganadería extensiva y móvil puede tener en un contexto de cambio global. ”



Pablo Manzano Baena

Universidad Autónoma de Madrid

FACULTAD DE CIENCIAS
Departamento de Ecología



Transporte de semillas por las ovejas trashumantes, y sus potenciales implicaciones en la vegetación.

Memoria presentada por **Pablo Manzano Baena** para optar al Grado de
Doctor en Ecología y Medio Ambiente
por la Universidad Autónoma de Madrid

Nairobi, noviembre de 2015

Diseño y maquetación: Nerea de Aymerich
Ilustración de cubierta y de pág. 162: LA CLARA - www.laclara.es

Todas las fotografías y gráficos de Pablo Manzano Baena,
excepto págs. 74, 133 (F.M. Azcárate), 108 (Á. Baltanás/I. de Pablos)
y 140 (J. Garzón).
Trabajo publicado con licencia Creative Commons
Atribución 4.0 Internacional (CC BY 4.0).



Reproducción permitida, siempre que se cite la fuente.

Bajo la dirección de los doctores:

Juan E. Malo Arrázola
Profesor Titular
Departamento de Ecología
Universidad Autónoma de Madrid

Begoña Peco Vázquez
Catedrática
Departamento de Ecología
Universidad Autónoma de Madrid

TESIS DOCTORAL
Madrid, noviembre de 2015

*A Laura y a Miguel,
mi pequeña familia.*

A la ciencia, tan maltratada.

*Y a todos los buenos científicos que mantienen la ilusión.
Esa ilusión que puede más que los recortes, las supercherías
y la falta de reconocimiento.*

*Porque sin ilusión no hay creatividad,
sin creatividad no hay preguntas nuevas,
y sin preguntas nuevas la ciencia, y la humanidad con ella,
no pueden avanzar.*

“Cuando empezamos nuestras carreras, la buena ciencia consistía en dos actividades básicas: (i) hacer investigación de primera fila y (ii) publicarla en la literatura técnica para que fuese aprovechada por nuestros colegas científicos. Estamos convencidos de que ha de añadirse una tercera actividad para todos los científicos: (iii) informar al público en general (y especialmente al contribuyente) de la relevancia de nuestro trabajo. Estamos convencidos que esto se puede aplicar a lo más especializado de la investigación “básica”, pues entender cómo funciona el mundo es fundamental tanto para satisfacer la curiosidad natural en el ser humano como para resolver el apuro en el que se halla la humanidad.”

Fakhri Bazzaz y otros, Science 282, p 879

“Mi padre dice que deberíamos aprender del conocimiento de los pájaros. Los pájaros son tan listos que cogen lo mejor del Norte y lo mejor del Sur.”

*En el mundo a cada rato, capítulo “Binta y la gran idea”
Dirigido por Javier Fesser, 2004*

“Parece mentira que no cuidemos la vida, que es un paréntesis. Tenemos toda la eternidad para no ser.”

Pepe Mujica
Diario El País, 24-3-2014

PRESENTACIÓN:

Churras con Merinas



España es un país de contrastes, dualidades, e incluso hasta resquebrajamientos que hacen llegar a las manos. Si se me permiten las comparaciones, la España húmeda y la España seca; la de suelos ácidos y la de suelos calcáreos; la vanguardista y la profunda; labradores y pastores; maulets i botiflers; afrancesados y fernandinos; de Belmonte o de Joselito; de playa o de montaña; rojos y fachas... por no hablar del fútbol, donde la lista se hace multiescalar, fractal e interminable.

Esta contraposición viene de muy antiguo, ya con la aceptación o no de la colonización romana, y por supuesto el mundo de la ganadería no podía ser menos, con la oveja como animal dominante en nuestro país y con dos formas tradicionales extensivas de manejo, la estante, representada por la amplia variedad de razas locales de lana más basta y mayor producción láctea para quesos (el origen de mi pasión por los rebaños de ovejas), conocidas vulgarmente como churras, y la nómada o trashumante, reservada históricamente por su mayor productividad económica a la raza que durante siglos proporcionó a Castilla, en régimen de monopolio, su bien de exportación máspreciado: la lana de oveja merina.

Tener a disposición del investigador ambos procesos, con sus escalas diferentes, permite abordar el estudio de las implicaciones ecológicas del ganado ovino en diferentes fases. Una parte de los trabajos, o bien recogidos en esta tesis, o bien realizados en paralelo pero finalmente no plasmados en la misma, se enfocan en estudiar procesos a escala local, y como es de ley se utilizó, con permiso de las estabuladas Rubias de El Molar para el experimento de ceba, una de esas innumerables variedades de

oveja local de nuestro país, pero ésta con el "churra" en su nombre: la raza Churra Colmenareña, de Colmenar Viejo (Madrid). En mi cabeza, y en una tesis de 20 capítulos alcanzable sólo en un universo paralelo, esta parte del trabajo llevaría el nombre de "Churras".

Otra parte de los trabajos realizados recogieron una oportunidad única que se presentó en estos tiempos donde el nomadismo está en vías de desaparecer (ojalá ésas sean vías muertas): se pudo seguir a un rebaño de ovejas, merinas como ha sido siempre, efectuando la trashumancia a pie. Esto permitió complementar el conocimiento de los procesos locales con los que suceden a gran escala, principalmente dispersivos, y también compararlos con el cambio de uso que significa realizar la trashumancia en camión. Esta parte, en buena lógica, llevaría el título de "Merinas".

Aunque las publicaciones compendiadas no recogen la totalidad de trabajos realizados durante estos años, la introducción y sobre todo la discusión general sí se asoman a comprender todo este complejo de ideas. Sin ánimo de mezclar churras con merinas, espero que esta tesis y las publicaciones científicas que, inevitablemente en inglés, se deslizarán en el futuro sirvan para comprender un poco más la importancia de la extensificación para mantener los procesos ecológicos que ocurren en los ecosistemas y para llamar la atención sobre el languidecer, a medida que los pastores envejecen, de modos de vida que no sólo tienen importancia ambiental, sino social, económica, cultural e histórica.

Lector, que lo disfrutes.



INTRODUCCIÓN GENERAL 15

16	La biología de la dispersión
18	Dispersión de semillas y dispersión a larga distancia (LDD)
22	Dispersión de semillas por hervíboros
25	Condicionantes principales de la dispersión en pastizales mediterráneos
27	Cambio global y distancias de dispersión
28	Migraciones animales y dispersión. El papel del ganado
30	Cuestiones de investigación
31	Estado del tema al comienzo de la investigación
32	Estado actual del tema
34	Estructura de la memoria de tesis doctoral
37	Referencias bibliográficas

CAPÍTULO I. Marco histórico, biogeográfico y social de la trashumancia 49

50	Resumen
50	Summary
51	Introduction
51	Ecological background
57	Historical background
62	Current situation
64	Future perspectives
67	Acknowledgements
68	References

CAPÍTULO II. Endozoocoria y LDD 75

76	Resumen
77	Abstract
78	Introduction
79	Materials and methods
82	Results
86	Discussion
89	Acknowledgements
90	References

CAPÍTULO III. Epizootic y LDD

95

96	Resumen
96	Summary
97	Introduction
98	Methods
101	Results and Discussion
107	Conclusions and future guidelines
109	Acknowledges
110	References

CAPÍTULO IV. Depredación de semillas en heces

112

114	Resumen
115	Summary
116	Introduction
117	An overview of existing studies on predation of seeds in feces
126	Scientific blindness?
127	If predation on seeds in feces is widespread, it should be present in other ecosystems
128	Methods
128	Study site
129	Experimental setup
130	Statistical analysis
130	Results of the experimental survey
133	A global phenomenon?
134	Acknowledgements
135	Literature cited

DISCUSIÓN GENERAL

141

142	Discusión general
151	Implicaciones del pastoreo para la sostenibilidad
153	Futuro de la actividad trashumante
155	Conclusión final: aporte de esta investigación
157	Referencias bibliográficas

AGRADECIMIENTOS

163

EPÍLOGO EN CITAS

176



INTRODUCCIÓN GENERAL



La biología de la dispersión

El estudio de la dispersión es un componente fundamental de la ecología. Ante paisajes y condiciones cambiantes, los organismos vivos adquieren una gran ventaja adaptativa cuando son capaces de desplazarse a un nuevo sitio de reproducción, o de conseguir que sus descendientes se reproduzcan en un lugar distinto del de sus progenitores (Ridley 1930, Matthysen 2012). La relevancia de estos procesos es aún mayor dados los cambios que se están dando en la biosfera, y así la biología de la dispersión es muy relevante para campos como la dinámica de metapoblaciones, la invasión por especies alóctonas o los cambios de distribución de las autóctonas, y por lo tanto para la gestión de poblaciones y la biología de la conservación (Clobert *et al* 2012).

La mayoría de las teorías de la diversidad biológica que han sido formuladas (ver Terborgh 2015 para una revisión de las mismas) consideran la dispersión como un factor importante, lo que por lo tanto le otorga un rol importante a la misma en la funcionalidad de los ecosistemas. Tenemos ejemplos desde la teoría de la biogeografía de islas de McArthur y Wilson, donde la accesibilidad de un territorio dado determina la probabilidad de ser colonizado por organismos en dispersión, hasta la hipótesis de Janzen-Connell que vincula la mortalidad dependiente de la densidad y la depredación con la capacidad de alejarse del organismo progenitor, pasando por la teoría del equilibrio dinámico de (Huston 1979, Pickett y White 1985, Huston 1994) donde las perturbaciones y la capacidad de recolonización de las mismas son piezas fundamentales del mantenimiento de la biodiversidad. Tan sólo las teorías no mecanicistas, la más reciente y divulgada de las cuales es la teoría neutral de Hubbell (2001), no asignan un rol explicativo a mecanismos diferenciales de dispersión.

La dispersión opera a muy distintas escalas, encontrándose la primera gran diferencia entre los organismos dotados de movilidad propia y los organismos sésiles. Los primeros son capaces de lograr una dispersión activa (Begon *et al* 2006:163), y para especies con el mismo tipo de desplazamiento dicha dispersión es muy dependiente del tamaño del organismo en cuestión (a mayor tamaño, mayores distancias por regla general. La dispersión pasiva

cobra mucha importancia no sólo para prácticamente todos los organismos sésiles, sino también para un gran número de especies cuya dispersión activa no alcanza distancias significativas. En este caso es muy importante el papel de los vectores de dispersión, que pueden ser tanto abióticos (viento, agua) como bióticos (animales, incluyendo el ser humano).

En el caso de las plantas, de forma análoga a muchos otros organismos sésiles o de movilidad limitada, la dispersión tiene lugar o bien a través de semillas que resultan de la reproducción sexual, o bien a través de los propágulos que resultan de la propagación vegetativa. Esta última se da, en contra de lo que a menudo se asume, también en ciertos invertebrados e incluso algunos vertebrados, aparte de ser la regla en virus, bacterias y protozoos (Tibayrenc *et al* 2015). La propagación vegetativa se realiza en ocasiones a través de propágulos especializados y a veces a partir de meros pedazos de la planta madre que llegan a constituirse en individuos autónomos (*ramets*), pudiéndose establecer colonias clonales o *genets* con multitud de individuos genéticamente idénticos (Harper 1977). A las plantas este tipo de reproducción les resulta mucho más efectiva energéticamente que la sexual, como ilustra el caso del camalote (*Eichhornia crassipes*), considerada una de las peores plagas en ambientes acuáticos, y las estrategias de control en torno a su fenología (Martínez Jiménez 2004), es decir, que conviene aplicar durante la floración los métodos de control que procedan, pues a consecuencia de la misma hay una marcada disminución en la producción de ramas y biomasa. Aunque la reproducción clonal es una estrategia de propagación con evidente éxito – hasta un 80% de las angiospermas son capaces de utilizarla; algunos taxones incluso han perdido la capacidad de reproducirse sexualmente – también tiene claros aspectos en contra (Barret 2015). Entre los más evidentes figura la homogeneización genética de las poblaciones, con la consecuente pérdida de capacidad de respuesta a

.....
*La diferencia entre
dispersión activa y pasiva
tiene implicaciones
fundamentales: la pasiva
tiene una complejidad
mayor por involucrar
no sólo al organismo
dispersado, sino a sus
interacciones con los
vectores dispersivos.*
.....



cambios ambientales y la pérdida de fertilidad para la reproducción sexual.

Es llamativo, especialmente para el tema que nos ocupa (la dispersión de semillas a larga distancia), que se incremente la adecuación o *fitness* de la propagación vegetativa en condiciones de dispersión espacialmente

.....
*La propagación vegetativa
tiene mayor fitness
que la reproducción
sexual si la dispersión está
espacialmente limitada*
.....

limitada (van Drunen *et al* 2015). Esto permite deducir que las condiciones que favorecen eventos dispersivos consecuencia de la reproducción sexual, están ligadas a una mayor distancia conseguida por dichos eventos. Resulta tremendamente lógico si pensamos que, a mayor distancia del organismo madre,

más conveniente es tener una amplia variabilidad genética en los propágulos, de forma que una parte significativa de los mismos sea capaz de establecerse en condiciones diferentes a las experimentadas por el organismo madre.

Dispersión de semillas y dispersión a larga distancia (LDD).

La dispersión de semillas es así una parte muy importante de la biología de las plantas, pues permite a las especies colonizar nuevos ambientes y abandonar ambientes que se han tornado hostiles. Sin embargo, su estudio no es sencillo, pues desde el ejemplar adulto que va a producir la semilla hasta el establecimiento de la plántula de la siguiente generación median multitud de pasos que influyen decisivamente en el destino final de cada semilla (Nathan y Muller-Landau 2000, Wang y Smith 2002). Se pueden observar estrategias evolutivas muy refinadas que ilustran esta complejidad: puede que uno de los mejores ejemplos sea el caso, recientemente publicado, de semillas que imitan en forma, color y olor a boñigas de estiércol que engañan a sus depredadores, roedores, y paralelamente también a sus vectores dispersivos, escarabajos peloteros (Midgley *et al* 2015). Uno de los éxitos de las plantas vasculares es la producción de estructuras que acompañan a la semilla y facilitan su dispersión, las cuales pueden ser estructuras facilitadoras de la dispersión abiótica, como alas o estructuras análogas para aprovechar el viento, o frutos carnosos en el caso de las angiospermas que atraigan a

vectores animales de dispersión. En este apartado entramos en un terreno de gran complejidad, ya que, por citar algunos escenarios posibles:

- ❖ la fenología de la planta puede estar adaptada a la fenología del vector para aprovechar mejor sus movimientos,
- ❖ la morfología del fruto puede estar diseñada para ser dispersado éste a través de las faneras del animal (epizoocoria),
- ❖ la semilla puede estar fisiológica o morfológicamente adaptada para sobrevivir al paso por el sistema digestivo del vector (endozoocoria),
- ❖ la planta puede contar con adaptaciones que atraigan y recompensen a determinados organismos dispersadores (como los elaiosomas o cuerpos grasos que facilitan la mirmecocoria, o los frutos carnosos ricos en azúcares que facilitan la frugivoría)
- ❖ la semilla puede sufrir depredación antes de ser dispersada o experimentar manipulaciones que condicionen en uno u otro sentido su viabilidad futura,
- ❖ experimentar una dispersión más o menos dirigida que la conduzca a ambientes con mejores o peores condiciones para su germinación, ya sea por adaptaciones específicas para la dispersión o por episodios de dispersión accidental (diszoocoria) encuadrables en fenómenos más amplios de depredación,
- ❖ una vez experimentado un primer episodio de dispersión, la semilla puede sufrir episodios de depredación post-dispersivos, o bien puede ser sometida a un segundo episodio de dispersión (dispersión secundaria).

o bien

- ❖ Los fenómenos de dispersión pueden ser circunstancia colateral de otras interacciones, como la consumición de la biomasa de la planta.
- ❖ La generalización de fenómenos de dispersión puede estar dada por factores de supervivencia al clima o a otros condicionantes, y que indirectamente favorecen esa dispersión.

En este contexto resulta fundamental tener en cuenta los episodios de dispersión a larga distancia (LDD por sus siglas en inglés). A pesar de consistir



en eventos típicamente raros u ocasionales, la dispersión a larga distancia tiene una relevancia muy notoria a la hora de colonizar nuevos hábitats y conectar metapoblaciones. Básicamente, la mayor parte de eventos dispersivos ocurren a poca distancia del organismo progenitor, lo que mantendría la estructura de la población local y, por ejemplo, regularía la recolonización de áreas afectadas por la depredación u otras perturbaciones, o bien sería parte de las dinámicas de la competencia intra- o interespecífica. Sin embargo, esos eventos dispersivos, frecuentes pero a corta distancia, no serían capaces de conectar poblaciones más o menos aisladas de otras. De esa manera, una especie dada que se extinga de un parche en el paisaje no sería capaz de recolonizarlo desde poblaciones vecinas si no es a través de otros mecanismos dispersivos. De la misma manera, nuevos hábitats favorables para dicha especie que aparezcan, pero que en un principio pueden estar aislados de poblaciones preexistentes, sólo serían colonizados si existen esos mecanismos dispersivos más o menos excepcionales. En ambos casos se trata de un fenómeno excepcional (la dispersión a larga distancia) que aparece con circunstancias excepcionales (perturbaciones capaces de erradicar una metapoblación, o aparición de nuevos hábitats favorables).

Por lo tanto, la funcionalidad ecosistémica de la LDD trasciende las dinámicas locales de poblaciones y comunidades y es extraordinariamente importante para entender la dispersión de especies invasoras, los cambios de distribución de plantas que siguen a cambios climáticos, o la persistencia de especies en paisajes fragmentados, todo ello sumamente relevante para la biología de la conservación (Nathan *et al* 2008), así como distribuciones biogeográficas y las consiguientes consideraciones evolutivas (Gillespie *et al* 2012). La LDD conlleva conceptualmente eventos de dispersión excepcionales que pueden implicar un comportamiento no estándar de los vectores, entendiéndose por ejemplo como comportamientos difíciles de observar en vectores animales (fases dispersivas del ciclo vital que por ejemplo ocurran sólo una vez en la vida del individuo) o bien como fenómenos meteorológicos inusuales (por ejemplo, tornados con periodos de retorno de varios siglos). Por esta excepcionalidad intrínseca, la LDD se define en ocasiones basándose en una distancia arbitrariamente fijada (se

consideran excepcionales las distancias que exceden la decena de metros) o según un porcentaje arbitrario (es común el 1%) del total de semillas producidas que consiguen las distancias más largas.

La LDD, por su carácter excepcional, es difícil de cuantificar experimentalmente y de predecir teóricamente. Sin embargo y dada su relevancia, ha sido objeto de un especial interés en los últimos tiempos, hasta el punto de que Ecology organice una edición especial (Cain *et al* 2003), Science publique una *Perspective* (Nathan 2006) y Trends in Ecology and Evolution una revisión al respecto (Nathan *et al* 2008).¹ El concepto inicial de considerar que cada semilla tiene un síndrome de dispersión principal (haplocoria) relacionado con su morfología ha sido superado al comprobarse que los síndromes de dispersión múltiples (es decir, que una parte significativa de las semillas producidas es dispersada por un tipo de vector y otra parte significativa por otro tipo), así como la dispersión secundaria (un segundo evento de dispersión que sigue a un primer evento) son habituales. Es resaltable que la combinación de dos síndromes diferentes (diplocoria), por ejemplo la endozoocoria y la mirmecocoria, donde el primer evento es encuadrable dentro de la LDD y el segundo es habitualmente más local, suele conllevar un ambiente final de la semilla más similar a sus necesidades de germinación o al hábitat idóneo para la planta adulta (Vander Wall y Longland 2005).

.....
*3 de los 6 tipos de vectores
más importantes son
animales grandes, animales
migratorios, y dispersión
mediada por humanos.
El ganado trashumante
participa de las 3
condiciones.*
.....

¹ Nótese que en todos los casos se trata de artículos encargados por el editor de la revista para recoger un tema científico de especial interés, y mientras que Science es una de las dos revistas científicas generalistas más importantes del mundo, TREE es la revista de revisiones y artículos encargados más importante del campo de la ecología y Ecology, una de las más importantes del área académica.



Dentro de los seis grandes tipos de vectores identificados por Nathan *et al.* (2008), tres son de especial relevancia para el tema que nos ocupa: los animales de gran tamaño, los animales que siguen rutas migratorias y la dispersión mediada por actividades humanas. En este sentido, el papel del ganado doméstico, que reúne estas tres cualidades, se presenta como un vector de dispersión muy relevante a escala mundial.

Dispersión de semillas por herbívoros

Dentro de la dispersión de semillas, el papel de los herbívoros merece una consideración especial, pues los ecosistemas pastados son una parte muy significativa, probablemente mayoritaria, de la superficie terrestre. Las estimaciones en cuanto a la superficie pastada por los herbívoros domésticos oscilan entre un 25% de las tierras emergidas calculado por Asner *et al.* (2004), un 31,5% asignado por Hoffmann *et al.* (2014) a los pastizales, porcentaje al que habría que añadir una fracción no cuantificada del 27,7% que cubren los bosques y otra de la que cubren los cultivos por los sistemas mixtos (cultivos y pastos, o cultivos pastados), o un 60% atribuido por Thornton *et al.* (2002: Tabla 4), que sólo estudia los países en desarrollo. Los herbívoros salvajes, aunque coexisten en muchas de esas superficies pastadas y en ocasiones su presencia es facilitada por el ganado, han sido excluidos activamente de muchas de esas áreas y su papel sólo es relevante en algunas áreas remotas o en espacios naturales protegidos (Gordon 2009),

.....
*Los ecosistemas pastados
podrían representar
hasta dos tercios de los
sistemas terrestres, y en
ellos la mayor parte de la
biomasa es procesada por
ganado, lo que da cuenta
de su potencial importancia
como vector dispersivo.*
.....

que en cualquier caso habría que añadir a las estimaciones anteriores. Los procesos ecológicos asociados a la herbivoría son así importantísimos dentro de los ecosistemas terrestres. En lo relativo al ciclo de nutrientes, la biomasa aérea de los pastizales que es procesada por el ganado podría llegar a un 85% (Haynes y Williams 1993:175) y las bacterias presentes en el estiércol juegan un papel fundamental en la mineralización de la materia orgánica (Haynes y Williams 1993:149). El rol de la herbivoría en la

generación de perturbaciones que modelan el paisaje y mantienen la biodiversidad está también abundantemente descrito (Huston 1994). Está claro que un impacto tan fuerte en los ecosistemas implica una presencia de los herbívoros en todo tipo de interacciones ecológicas (perturbaciones, contacto con diásporas o influencia en las microcondiciones de nutrientes, entre otras posibles), lo que implica potencialmente también un fuerte protagonismo en la dispersión de semillas.

Las dinámicas de dispersión de semillas por herbívoros siguen una lógica distinta, aunque parcialmente análoga, a la dispersión por frugívoros. En estos últimos la dispersión es eminentemente endozoócora (por excreción o regurgitación), aunque también hay dispersión accidental o diszoocoria por los animales que buscan alimento en la pulpa de los frutos carnosos que han producido las plantas para atraerlos (Jordano 2000). El revolucionario paralelismo establecido por Janzen (1984), demostrado experimentalmente por Quinn *et al.* (1994), hipotetiza cómo las semillas de las plantas herbáceas acompañan a su follaje en el tracto digestivo de los herbívoros y son excretadas cuando éste ha sido digerido. De esa forma, las semillas de la planta son dispersadas al coste de sacrificar tejidos consumidos por el vector de dispersión: el follaje ingerido por los herbívoros es el análogo del fruto ingerido por los frugívoros. Dichos mecanismos parecen asociados a los grandes herbívoros, tanto por la ausencia de endozoocoria allí donde éstos no han existido (Milton *et al.* 1990) como su presencia allí donde eran habituales (Bonn y Poschlod 1998). Merece la pena reseñar que la endozoocoria, particularmente con las semillas defecadas, produce patrones de dispersión más agregados y señales olfativas que pueden alertar a depredadores de semillas e incrementar el riesgo de depredación (Janzen 1982a). Esto contrasta con otros síndromes de dispersión que son importantes en sistemas pastados, principalmente epizooecoria y anemocoria, ocurriendo la deposición de semillas en ambos casos de manera más difusa.

La anemocoria o dispersión por viento ha sido a menudo identificada como la principal candidata a estar detrás de grandes distancias de dispersión y por eso, y tal vez por la relativa simplicidad experimental de su estudio y la identificación de adaptaciones para favorecerla, ha merecido más atención



y desde hace más tiempo por parte de los investigadores como mecanismo de dispersión en pastizales. Se ha conseguido vincular la conectividad por corrientes de viento con la estructura genética de poblaciones a miles de kilómetros (Muñoz *et al* 2004), lo que constituye una prueba – aunque indirecta – de eventos de LDD de gran magnitud. A partir de una base de datos amplia se ha avanzado para incluir sucesivamente la comprensión mecanicista de los modelos de dispersión, el papel de las turbulencias y finalmente la rugosidad del terreno de aterrizaje (Nathan *et al* 2011, Trakhtenbrot *et al* 2014). Sin embargo, un importante hito fue el desvincular las morfologías aparentemente adaptadas a la dispersión anemócora con esta última (Tackenberg *et al* 2003; ver, no obstante, Ridley 1930). Esto también pasa con otras morfologías, y el síndrome morfológico de dispersión se desvincula aún más de lo habitual del mecanismo de dispersión observado en la LDD (Higgins *et al* 2003). Así, la epizoocoria ha sido estudiada hasta hace poco sólo a partir de la morfología, aunque esté demostrado que el peso de la semilla puede llegar a ser más relevante que la morfología a la hora de favorecerla (Tackenberg *et al* 2006). Con un origen evolutivo relacionado posiblemente con la anemocoria, donde la electricidad estática de los vilanos habría derivado a adaptaciones más específicas (Sorensen 1986, de Pablos y Peco 2007), los garfios y ganchos típicamente identificados con la epizoocoria no monopolizan sus posibilidades. Se trata de un mecanismo de amplio espectro y con multitud de especies de plantas haciendo uso de ella (Fischer *et al* 1995, Heinken y Raudnitschka 2002).

Recientemente se ha reforzado un enfoque más amplio y con una visión más de conjunto sobre la dispersión de semillas por herbívoros, teniendo en cuenta todos los mecanismos de dispersión. El estudio de Couvreur *et al*. (2005) marcó un hito al revelar que la epizoocoria y la endozoocoria pueden ser estrategias complementarias, de manera que los herbívoros pueden estar dispersando las diásporas de una proporción de la comunidad vegetal mayor de lo que se podría estimar estudiando ambos procesos de forma aislada. Su estudio comparativo permitió hacer una clasificación por tipos funcionales y mostró que la epizoocoria es esencialmente más específica que la endozoocoria. Otros estudios posteriores han mostrado cómo la importancia de una u otra varía según el vector y el biotopo, de manera

que, por contraponer dos ejemplos extremos dentro de una amplia gama de estudios, la endozoocoria es mucho más importante para los paseriformes migrantes (Costa *et al* 2013), mientras que en la estepa mongola la epizoocoria es mucho más relevante (Bläß *et al* 2010). La aproximación a nivel comunidad también ha ayudado a visibilizar el amplio espectro de plantas favorecidas por la epizoocoria, no sólo en el pelaje (Hernández y Zaldívar 2013) sino también en las pezuñas (Picard y Baltzinger 2012).

.....
*Tan importante como
los diferentes sistemas
de dispersión resulta
la interacción entre los
mismos.*
.....

Condicionantes principales de la dispersión en pastizales mediterráneos

Los pastizales mediterráneos tienen en la meteorología y en la herbivoría factores muy influyentes para la comunidad vegetal, lo cual afecta decisivamente a la dispersión. Pérez-Camacho *et al* (2012) corroboran mediante experimentos en campo lo deducido en muchas investigaciones de laboratorio previas, a saber, que la altísima proporción de plantas anuales se ve favorecida principalmente por la sequía estival, que mata a la mayoría de perennes que deban sobrevivir el verano en estado fotosintéticamente activo, pero que dichas perennes se ven aún más perjudicadas por primaveras y otoños muy imprevisibles y por la afección que los herbívoros tienen en sus ya mermadas fuerzas. En este último caso se debe tener en cuenta, además, que algunas semillas sobrevivirán el paso por el tracto digestivo y potencialmente pueden ser una vía de supervivencia a eventos de herbivoría radical. De esa manera, la inmensa mayoría de las plantas son anuales y mueren al principio del verano tras haber producido semillas que se incorporan al banco de semillas del suelo. Viendo el proceso con la perspectiva del ciclo vital completo de la planta, las semillas que entran dormancia entrarían en una fase equiparable a la diapausa de algunos animales, para sobrevivir el verano y la herbivoría e incorporarse al banco de semillas. Germinarán sólo cuando las condiciones son favorables, bien sea el próximo otoño o, si éste falla, en primavera o al siguiente otoño. La



variabilidad interanual en la disponibilidad hídrica es también la razón para que las semillas formen un banco de semillas persistente y vayan germinando escalonadamente a lo largo de varios años, de manera que se divida el riesgo de germinar en un año lo suficientemente fatídico como para no producir semillas (Peco 1989, Espigares y Peco 1993, Ortega et al 1997, Peco et al 1998, Pake y Venable 2000, Venable 2007) o como respuesta a las condiciones más o menos óptimas de cada año (Facelli et al 2005). El mayor daño sufrido por las semillas en el banco de semillas a causa del calor estival y la consecuente pérdida de viabilidad aumentaría aún más esta producción de semillas (Ortega et al 1997:181).

Si la estrategia de sobrevivir el verano en forma de semilla a modo de "diapausa estival" se vuelve dominante en la comunidad vegetal, se genera una abundancia extraordinaria de propágulos que tiene consecuencias tanto para la depredación como para la dispersión. De cara a la depredación, dicha superabundancia debería favorecer a los depredadores de semillas. Es lógico entonces que especies especializadas en depredar semillas, por ejemplo ciertos tipos de hormigas como las granívoras del género *Messor* (Azcárate y Manzano 2011), sean particularmente abundantes en pastizales como los estudiados en la presente memoria, al menos en el contexto de la Península Ibérica (Azcárate y Peco 2004). Por otra parte, estas hormigas granívoras ejercen tal presión de depredación que son capaces de causar cambios observables en la vegetación de los pastizales (Azcárate y Peco 2006). De cara a la dispersión resulta obvio que haya una disponibilidad tremenda de propágulos al final de la primavera, que causa fenómenos de dispersión intensísimos (Malo y Suárez 1995, Malo et al 2000). Se observa entonces que tanto la depredación de semillas como la dispersión de las mismas son fenómenos muy intensos en estos paisajes. Sin embargo, es importante resaltar que la tremenda

.....
*Los ecosistemas pastados
podrían representar
hasta dos tercios de los
sistemas terrestres, y en
ellos la mayor parte de la
biomasa es procesada por
ganado, lo que da cuenta
de su potencial importancia
como vector dispersivo.*
.....

abundancia de semillas en los pastizales mediterráneos no parece causada en origen por una co-adaptación de las plantas a la dispersión por herbívoros, o por una necesidad de escapar a la presión depredadora de las hormigas, sino que la causalidad parece ser la inversa: la dispersión y la depredación elevadas son una consecuencia de esa hiperabundancia de propágulos.

Por otra parte, y pese a la intensidad de ambos fenómenos, resulta llamativa la escasez de trabajos que exploren la interacción entre la dispersión de semillas de pastizales y su depredación. Dado que ambos fenómenos han demostrado ser importantes en pastizales mediterráneos, es un tema a investigar de gran interés.

Cambio global y distancias de dispersión

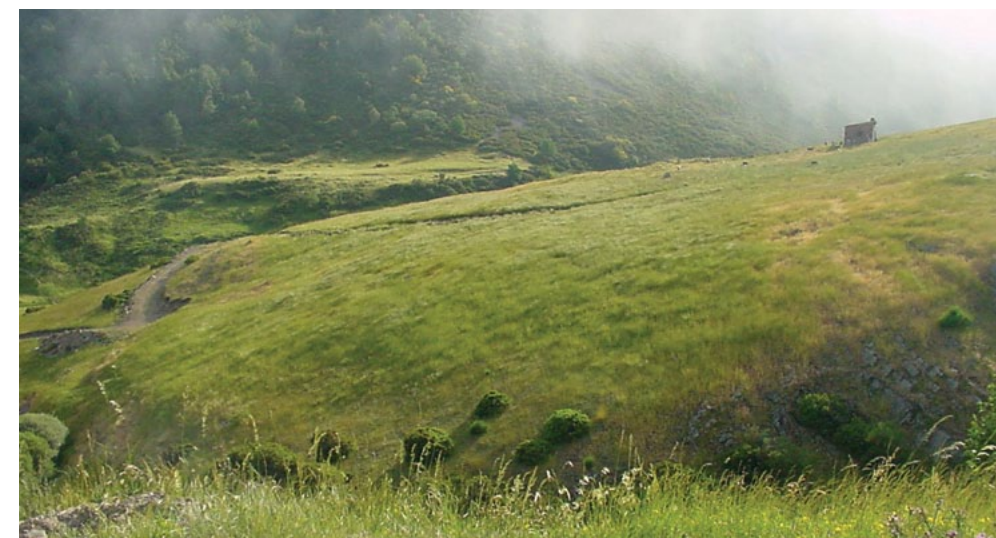
Como se decía más arriba, la dispersión resulta fundamental para las plantas de cara a colonizar nuevos ambientes favorables y a ser capaz de escapar de otros ambientes que se han tornado hostiles. Los cambios climáticos no son ni mucho menos algo nuevo en la biosfera y las plantas han tenido que responder a ellos desde que empezaron a colonizar el medio terrestre. Sin embargo, y volviendo a las consideraciones generales sobre la dispersión discutidas al principio de este capítulo, los mecanismos de dispersión propios, no mediados por vectores, de las plantas como organismos sésiles que son, no son capaces de producir distancias de dispersión de magnitud apreciable. Distancias medidas por dispersión a través de otros vectores, como los pájaros o los roedores, principalmente por diszoocoria, daban magnitudes mayores, pero aun así no parecían ser suficientes como para explicar la velocidad de dispersión de plantas observada tras las glaciaciones pleistocénicas. Desde final del siglo XIX los científicos se han preguntado cómo era posible que hubiese un desfase de hasta dos órdenes de magnitud entre las distancias de dispersión medidas experimentalmente y las velocidades mucho mayores de colonización en el registro fósil, lo cual se ha dado en llamar la paradoja de Reid (Clark et al 1998). Tal vez esta divergencia ha sido el mayor estímulo para estudiar y comprender mejor los fenómenos de dispersión a larga distancia, en especial si estamos abocados, como parece, a un calentamiento global de 2 °C en el siglo actual con respecto a niveles preindustriales siendo muy optimistas.



La estabilidad, la resistencia y la resiliencia de los ecosistemas, y la influencia de la dispersión en las mismas, se vuelve entonces una cuestión clave, pues su supervivencia depende de su capacidad de sobreponerse a perturbaciones. Al cambio climático hay que sumar otros problemas ambientales como la aparición de especies invasoras en un mundo crecientemente globalizado. La cada vez mayor fragmentación del paisaje también menoscaba la capacidad de las especies para dispersarse y por lo tanto afecta a la estabilidad, la resistencia y la resiliencia mencionadas. Paradójicamente, esa fragmentación viene en parte causada por barreras cada vez más abundantes, que son las infraestructuras donde discurren muchas de esas especies invasoras. De ese modo se pueden analizar las amenazas a la conservación ligadas a procesos de LDD: en algunos casos tenemos excesiva LDD, que conduciría a una pérdida de control de la dispersión y a la aparición de plantas invasoras, y en otras ocasiones tendríamos insuficiente LDD, lo que causaría depresión reproductiva y otros problemas asociados con la fragmentación (Trakhtenbrot *et al* 2005). Por supuesto, esto tan sólo ilustra que la dispersión a larga distancia es un parámetro que hace falta gestionar, pero su necesidad para garantizar la conservación de especies está fuera de toda duda (Soons y Ozinga 2005, McConkey *et al* 2012).

Migraciones animales y dispersión. El papel del ganado.

Una vez establecida la importancia de la dispersión en la biología de las plantas, y particularmente la LDD, y revisado el papel que tienen los herbívoros en dichos procesos a través de la epizootia y de la endozootia, queda por establecer el vínculo entre ambos aspectos, que viene obviamente dado por las migraciones animales. De la misma manera en que las plantas tienen necesidad de dispersarse, ya se ha mencionado más arriba que los animales no sólo comparten esa necesidad sino que tienen muchísima más facilidad para satisfacerla. Los herbívoros migratorios son, después de las aves, los animales que recorren distancias más largas, estando muchos en el orden de los centenares de kilómetros (Berger 2004). Cuando revisábamos los condicionantes principales de la dispersión en pastizales mediterráneos, hemos visto el interés añadido de estudiar la dispersión mediada por herbívoros, por ser capaces de dispersar números difícilmente imaginables



Puerto de Pandetrave, vista de la majada

de propágulos en una sola temporada, especialmente tales ecosistemas particularmente abundantes en semillas. Esto se verá exacerbado por las grandes concentraciones de herbívoros migratorios, que son alcanzadas no sólo por la mayor eficiencia en el consumo de hierba, sino por la protección añadida frente a los depredadores (Fryxell *et al* 1988).

Resulta en ese punto obvio pensar en los desplazamientos del ganado, sujetos a condicionantes ecológicos similares pero que además recorren distancias equiparables o aún mayores, con recorridos anuales de 2000 km en el Sahel o en las rutas trashumantes españolas más extensas. Las rutas de herbívoros migratorios salvajes cada vez se ven más afectadas por las actividades humanas, llevándolas al colapso (Berger 2004). Por otra parte, ya hace tiempo que se ha asumido que el pastoreo bien gestionado de ganado doméstico puede sustituir funcionalmente al forrajeo de los herbívoros salvajes (McNaughton 1993), hasta el punto que el pastoreo es la única actividad tradicional capaz de incrementar la biodiversidad (hasta un 20%) sobre un escenario base de ausencia de actividades humanas



en Europa (Plieninger *et al* 2014). La prestación de servicios ambientales por parte de la ganadería doméstica está cada vez más asumida por la comunidad científica (Hoffmann *et al* 2014), y aún más cuando el gremio de grandes herbívoros silvestres haya disminuido o incluso desaparecido totalmente, lo cual es una situación cada vez más generalizada - con la salvedad del tímido cambio de tendencia en los países más desarrollados, representado por el *rewilding*, con la reintroducción de megaherbívoros, y que a pesar de todo se enfrenta a graves condicionantes sociales (Toledo *et al* 2011). En dicho contexto, parece adecuado estudiar a un animal doméstico como modelo de dispersión, puesto que:

- ❖ como ya se vio más arriba, los herbívoros domésticos procesan la mayor parte de la biomasa de los pastizales (y con ella, la mayor parte de las diásporas)

- ❖ dada la fragmentación de los espacios protegidos y la falta de herbívoros silvestres que actúen como vectores de dispersión, la conectividad y consecuentemente la resiliencia de los ecosistemas podrían llegar a depender de forma crítica del mantenimiento de actividades tradicionales ligadas a los herbívoros domésticos

- ❖ en el sistema estudiado (pastizales mediterráneos), los herbívoros domésticos y en concreto la oveja, han tenido una importancia capital en la historia ecológica reciente, con cerca de 4 millones de ovejas trashumantes, en el pico del apogeo de La Mesta (García Martín 2004), desplazándose una media de 1500 km por cabeza y año.

- ❖ los hallazgos de semejante investigación pueden generar recomendaciones de gestión inmediatas para el mantenimiento de la función ecosistémica y de la biodiversidad

Cuestiones de investigación

Una vez planteados los antecedentes a esta investigación, se plantean ahora las cuestiones fundamentales para ser respondidas. Teniendo a la oveja como gran candidato a actor fundamental en la dispersión a larga distancia (LDD) en los pastizales mediterráneos españoles, ¿cuál es la importancia real de la dispersión mediada por la oveja? ¿En qué funcionalidades del ecosistema se traduce? Concretamente, se plantean

las siguientes cuestiones experimentales:

- ◆ ¿Qué condicionantes rodean al sistema trashumante que puedan afectar a la dispersión y a la provisión de servicios ecosistémicos?

- ◆ ¿Qué distancias de dispersión potenciales consigue la oveja a través de mecanismos de epizoocoria y de endozoocoria?

- ◆ ¿Es capaz de dispersar tanto matorrales como herbáceas presentes en los pastizales?

- ◆ ¿Hasta qué punto la depredación interfiere con la dispersión de semillas en lugares donde dicha depredación alcanza cotas altas?

Estado del tema al comienzo de la investigación

Al presentar el proyecto de tesis en el año 2002, la dispersión en general y la LDD en particular eran temas candentes o *hot topics* en los estudios de ecología. Se había revisitado la paradoja de Reid hacía pocos años (Clark *et al* 1998) en un contexto donde la capacidad de adaptación al cambio climático era una preocupación cada vez más candente. Mientras tanto, la publicación de dos revisiones sobre dispersión en la revista de mayor impacto en ecología (Nathan y Muller-Landau 2002, Wang y Smith 2002), así como otra en una importante revista de botánica (Cain *et al* 2000), contribuía a poner la dispersión aún más en el punto de mira, añadiendo interés en aspectos de la biología de la conservación como la fragmentación de paisajes o el mantenimiento de metapoblaciones relativamente aisladas y, en menor medida, las implicaciones para invasiones biológicas.

Respecto a la dispersión de semillas por herbívoros, se había avanzado bastante en el conocimiento de la endozoocoria dispersada por ganado desde el planteamiento de Janzen y su hipótesis de que el follaje es el fruto, con los estudios de Malo y Suárez 1995 y Malo *et al* 2000, entre otros muchos de los mismos autores, como últimos trabajos publicados al respecto. La epizoocoria había sido tratada experimentalmente por Fischer *et al* 1996, quien por primera vez se salía de las consideraciones morfológicas con un estudio muy a fondo. Aún así, estas dinámicas dispersivas no estaba claro hasta qué punto contribuían a la LDD.



Por otra parte, en los años anteriores se había empezado a orquestar un cambio de paradigma frente a la influencia de la ganadería en el ecosistema, en parte gracias a la mejora de los datos disponibles no sólo sobre dispersión, sino sobre diversidad (Huston 1994) o sobre dinámicas de nutrientes en sistemas pastoriles (Bremen y De Wit 1983). Anteriormente acusado a nivel mundial de causar desertificación y degradación de los ecosistemas, el pastoreo se había empezado a analizar desde una perspectiva más compleja y holística, comprendiendo que una gestión equilibrada podía dar resultados muy positivos en términos de preservación de la biodiversidad, prevención de la degradación del suelo y mantenimiento de sistemas productivos sostenibles no sólo ambientalmente sino también social y económicamente (con Behnke *et al* 1993, McNaughton 1993, Savory 1999 o Niamir-Fuller 1999 como ejemplos más significativos).

Estado actual del tema

Desde 2002, cuando se plantea el presente trabajo de investigación, hasta la fecha de su presentación, se han producido grandes avances en el conocimiento de la dispersión, precisamente por lo candente que resultaba como tema de investigación. Se han mejorado los modelos matemáticos descriptores de los modelos dispersivos, especialmente en el caso de la dispersión por viento, un campo en el que se han realizado muchos avances relacionados con la LDD. Destacan los trabajos que mejoran la comprensión del papel de las turbulencias del aire y la rugosidad del terreno, las primeras consiguiendo explicar distancias de dispersión mayores y las segundas explicando mejor la predictabilidad del hábitat de llegada (Nathan *et al* 2011, Trakhtenbrot *et al* 2014). Se han dictado las bases para una comprensión generalizada de los procesos de LDD mediante revisiones bibliográficas amplias (Nathan *et al* 2008, Schurr *et al* 2009, Gillespie *et al* 2012) y la mejora de los datos ha llegado a resolver la paradoja de Reid (Kremer *et al* 2012).

La tesis doctoral de Martine Couvreur (2005) ha ampliado mucho los datos experimentales sobre cómo opera la epizooticoria, mientras que los estudios de Carsten Eichberg (Eichberg *et al* 2005, Wessels *et al* 2008, Freund *et al* 2014) han incidido en la restauración de la vegetación a través de esta forma de dispersión. A la vez, han ido apareciendo una serie de trabajos que

han ido complementando los datos sobre epizooticoria, tanto a través de la dispersión en pezuñas de animales (Schultze *et al* 2014) como en vectores más abundantes en el mundo moderno, como dispersión mediada por humanos (Wichmann *et al* 2009, Pickering y Mount 2010, Pickering *et al* 2011, Taylor *et al* 2012).

La endozooticoria, aun siendo una disciplina históricamente más desarrollada, ha experimentado una ampliación de datos relativos al papel del ganado. Se ha mejorado la comprensión de la dispersión endozooticoria dirigida (D'hondt *et al* 2012). La tesis doctoral de Eric Cosyns (2005) amplía el conocimiento de la endozooticoria por herbívoros y sus implicaciones para la restauración ecológica en sistemas dunares, los mismos que estudia la tesis de Claudia Dellafiore (2007) bajo la epizooticoria de conejos, mientras que Traba *et al* (2003) hacen un estudio análogo en pastizales pastados por vacas. Las consecuencias de la digestión en la germinabilidad de las semillas de diversas especies se han estudiado en trabajos como Peco *et al* (2006), Ramos *et al* (2006) o Milotić y Hoffmann (en prensa). El estudio de la endozooticoria también se ha empezado a adentrar en herbívoros salvajes con fisiologías muy parecidas a algunos domésticos, como el bisonte (Rosas *et al* 2008), lo que abre la puerta a análisis comparativos futuros muy interesantes para entender mejor la sustitución en las funcionalidades del ecosistema. Por otra parte, se ha mencionado la poca especificidad de la endozooticoria en determinados casos estudiados, donde ni el tamaño ni el peso de la semilla, ni el grosor de su cubierta, parecen influir en la tasa de supervivencia de la misma (Bruun y Poschlod 2006).

Por último, se ha avanzado en entender mejor la complementariedad entre distintos sistemas de dispersión (Couvreur *et al* 2005, Bläß *et al* 2010, Costa *et al* 2013, Albert *et al* 2015). En la línea de apreciar la dispersión de semillas por herbívoros como una función ecosistémica fundamental provista por el ganado, se ha desarrollado un mayor interés por la trashumancia y los servicios ecosistémicos del pastoreo, con revisiones a nivel global (Hoffmann *et al* 2014, McGahey *et al* 2014) y avances de su estudio en España, como la percepción sociológica de los servicios ambientales de la trashumancia descrita en la tesis de Elisa Oteros (2013), los beneficios para la conservación



de aves carroñeras medidos por Olea y Mateo-Tomás (2009), la contribución de las vías pecuarias y la trashumancia a la diversidad de artrópodos cuantificados por Azcárate *et al* (2013) y Hevia *et al* (2013) o la contribución de la práctica trashumante a un mayor reclutamiento de arbolado en dehesas comprobada por Carmona *et al* (2013). A pesar de todos estos avances, es notorio que prosigan las dudas sobre cómo la LDD afectará a la mitigación del cambio climático (Hampe 2011). Esto puede estar relacionado con la falta de estudios profundizando en la LDD en ganado. Se sigue manteniendo una gran laguna sobre la posible depredación de las semillas una vez han sido dispersadas, especialmente por las heces del ganado que pueden funcionar como atractores de depredadores de semillas. Para este tema, los únicos estudios disponibles son Janzen (1982a,b) y Traveset (1990).

Estructura de la memoria de tesis doctoral

La presente memoria de investigación pretende aportar nueva luz sobre el papel que los herbívoros trashumantes domésticos juegan en los procesos de dispersión a larga distancia (LDD) de semillas, y las potenciales consecuencias que dichos procesos pueden tener en la comunidad vegetal. Para ello se ha seleccionado un sistema trashumante objeto de estudio, la trashumancia de ovejas (*Ovis aries* L.) en España, del que se cuenta con amplios conocimientos previos, y con el que por lo tanto es más sencillo plantearse las consecuencias mencionadas. Una vez establecido el marco histórico, biofísico y socioeconómico, se analiza la dispersión de herbívoros en sus dos principales variantes, la dispersión endozoócora y la epizoócora, y así mismo se estudia cómo la depredación de semillas dispersadas puede alterar las conclusiones sobre el destino de las semillas.

La presente memoria de investigación está estructurada según el modelo de compendio de publicaciones que posibilita la Universidad Autónoma de Madrid.² En el **capítulo I** se revisa el conocimiento existente sobre la trashumancia integrando disciplinas que anteriormente se han estudiado

² Artículo 8 del *Procedimiento relativo al tribunal, defensa y evaluación de la tesis doctoral en la Universidad Autónoma de Madrid*, última modificación por el Consejo de Gobierno de 16 de julio de 2015

de forma separada (historia, medio biofísico, socioeconomía). Esto proporciona, por una parte, una medida de la importancia de la práctica ganadera tradicional en el pasado reciente y su rol en la provisión de servicios ecosistémicos. Por otra parte, los condicionantes biofísicos también dan claves de cuándo y dónde se van a producir los mayores procesos dispersivos. Finalmente, el análisis socioeconómico indica los posibles problemas futuros de mantenimiento de la actividad y, por lo tanto, de la sostenibilidad de la función ecosistémica asociada al ganado trashumante, así como algunos indicios para su mantenimiento. El **capítulo II** estudia la capacidad de dispersión endozoócora de semillas de matorral por ovejas en términos de proporción de supervivencia y tiempos de paso por el tracto digestivo. La aproximación experimental consiste en una ceiba de semillas y posterior recuperación y germinación, obteniendo datos tanto de su capacidad de supervivencia al paso por el tracto digestivo como su capacidad de conseguir distancias de dispersión a larga distancia (LDD), especialmente en un contexto de práctica de la trashumancia. El **capítulo III** estudia la capacidad de dispersión epizoócora de semillas de pastizal por ovejas desde la perspectiva temporal y de distancia recorrida. En este caso, la aproximación experimental consiste en la colocación de semillas marcadas en la superficie del cuerpo de las ovejas y la observación periódica de cómo se van desprendiendo a lo largo de un recorrido trashumante real de varios cientos de kilómetros, así como la descripción matemática de las curvas de dispersión. Se analizan así mismo las implicaciones para la LDD. El **capítulo IV** consiste en una revisión sobre la depredación de semillas que han experimentado un evento de dispersión endozoócora y en la realización del primer estudio sobre la misma fuera de los trópicos. En éste se constata la fuerte importancia de las hormigas granívoras del género *Messor* como depredadores de semillas en heces de ovejas y se discuten las implicaciones de esta depredación para el espectro total de semillas dispersadas. De acuerdo con el procedimiento normativo³, las publicaciones se presentan en inglés, que es el idioma habitual para la comunicación científica en

³ Artículo 3 del *Procedimiento relativo al tribunal, defensa y evaluación de la tesis doctoral en la Universidad Autónoma de Madrid*, última modificación por el Consejo de Gobierno de 16 de julio de 2015.



ecología, mientras que la presente **Introducción General** y la **Discusión General** están escritas en castellano. En este último capítulo se incluye una discusión los resultados obtenidos, en cuyo contexto se discuten también los resultados más relevantes de otros trabajos no incluidos en esta memoria pero participados por el doctorando o realizados, o bien en el marco de la misma tesis doctoral y que se han presentado en foros científicos pero sin completar a la fecha su proceso publicación, o bien que se han realizado en torno a los resultados de dicha tesis, y que en ambos casos ayudan a situar mejor los hallazgos de las publicaciones compendiadas en esta memoria.

Referencias bibliográficas

- Albert, A.; Auffret, A.G.; Cosyns, E.; Cousins, S.A.O.; D'Hondt, B.; Eichberg, C.; Eycott, A.E.; Heinken, T.; Hoffmann, M.; Jaroszewicz, B.; Malo, J.E.; Mårell, A.; Mouissie, M.; Pakeman, R.J.; Picard, M.; Plue, J.; Poschlod, P.; Provoost, S.; Schulze, K.A.; Baltzinger, C. (2015) Seed dispersal by ungulates as an ecological filter: a trait-based meta-analysis. *Oikos*, 124, 1109–1120. DOI: 10.1111/oik.02512
- Asner, G.P.; Elmore, A.J.; Olander, L.P.; Martin, R.E.; Harris, A.T. (2004). Grazing systems, ecosystem responses, and global change. *Annual Review of Environment and Resources* 29, 261–299. DOI: 10.1146/annurev.energy.29.062403.102142
- Azcárate F. M.; Peco B. (2004). Seed predation by ants (*Messor* spp.) in Iberian Dehesa grassland and scrubland. – En: Arianoutsou, M. and Papanastasis, V. P. (eds), *Ecology, conservation and management of Mediterranean climate ecosystems*. Proc. 10th MEDECOS Conf., Rodas, Grecia. Millpress, p.42.
- Azcárate, F.M.; Peco, B. (2006). Effects of seed predation by ants on Mediterranean grassland related to seed size. *Journal of Vegetation Science* 17, 353–360. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2006.tb02455.x
- Azcárate, F.M.; Manzano, P. (2011) A fable on voracious and gourmet ants: ant-seed interactions from predation to dispersal. In: Polidori, C. (ed.), *Predation in the Hymenoptera: An Evolutionary perspective*. Transworld Research Network, Kerala, India, pp.79–99.
- Azcárate, F.M.; Seoane, J.; Castro, S.; Peco, B. (2013). Drove roads: Keystone structures that promote ant diversity in Mediterranean forest landscapes. *Acta Oecologica* 49, 107–115. DOI: 10.1016/j.actao.2013.03.011
- Barret, S.C.H. (2015) Influences of clonality on plant sexual reproduction. *PNAS* 112, 8859–8866. DOI: 10.1073/pnas.1501712112
- Begon, M.; Townsend, C.R.; Harper, J.L. (2006). *Ecology. From Individuals to Ecosystems*. 4Th Ed. Blackwell, Oxford, Reino Unido.
- Behnke, R.H.; Scoones, I.; Kerven, C. eds. (1993) *Range Ecology at Disequilibrium: New Models of Natural Variability and Pastoral Adaptation in African Savannas*. Overseas Development Institute & International Institute for Environment and Development, Londres, Reino Unido.



- Berger, J. (2004). The Last Mile: How to sustain long-distance migration in mammals. *Conservation Biology* 18, 320–331. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2004.00548.x
- Bläß, C.; Ronnenberg, K.; Tackenberg, O.; Hensen, I.; Wesche, K. (2010). The relative importance of different seed dispersal modes in dry Mongolian rangelands. *Journal of Arid Environments* 74, 991–997 DOI: 10.1016/j.jaridenv.2009.12.002
- Bonn, S.; Poschlod, P. (1998) *Ausbreitungsbiologie der Pflanzen Mitteleuropas*. Quelle & Meyer, Wiesbaden, Alemania.
- Breman H.; De Wit C.T. (1983). Rangeland Productivity and Exploitation in the Sahel. *Science* 221, 1341–1347. DOI: 10.1126/science.221.4618.1341
- Bruun, H.H.; Poschlod, P. (2006). Why are small seeds dispersed through animal guts: large numbers or seed size per se? *Oikos* 113, 402–411. DOI: 10.1111/j.2006.0030-1299.14114.x
- Cain, M.L.; Milligan, B.G.; Strand, A.E. (2000). Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany* 87 1217-1227. DOI: 10.2307/2656714
- Cain, M.L.; Nathan, R.; Levin, S.A. (2003). Long-Distance Dispersal. *Ecology* 84, 1943-1944. DOI: 10.1890/01-0614
- Carmona, C.P.; Azcarate, F.M.; Oteros-Rozas, E.; González, J.A.; Peco, B. 2013. Assessing the effects of seasonal grazing on holm oak regeneration: implications for the conservation of Mediterranean dehesas. *Biological Conservation* 159: 240–247. DOI: 10.1016/j.biocon.2012.11.015
- Clark, J.S.; Fastie, C.; Hurtt, G.; Jackson, S.T.; Johnson, C.; King, G.A.; Lewis, M.; Lynch, J.; Pacala, S.; Prentice, C.; Schupp, E.W.; Webb III, T.; Wyckoff, P. (1998) Reid's paradox of rapid plant migration. Dispersal theory and interpretation of paleoecological records. *Bioscience* 48, 13-24. DOI: 10.2307/1313224
- Clobert, J.; Baguette, M.; Benton, T.G.; Bullock, J.M. (2012). *Dispersal ecology and evolution*. Oxford Univ. Press. Oxford, Reino Unido. DOI: 10.1093/acprof:oso/9780199608898.001.0001
- Costa, J.M.; Ramos, J.A.; da Silva, L.P.; Timoteo, S.; Araújo, P.M.; Felgueiras, M.S.; Rosa, A.; Matos, C.; Encarnação, P.; Tenreiro, P.Q.; Heleno, R.H. (2013). Endozoochory largely outweighs epizoochory in migrating passerines. *Journal of Avian Biology* 45, 59–64. DOI: 10.1111/j.1600-048X.2013.00271.x
- Cosyns E. 2004. Ungulate seed dispersal. Aspects of endozoochory in a semi-natural landscape. Tesis doctoral. Universidad de Gante.
- Couvreur, M. (2005) Epizoochorous seed dispersal by large herbivores. Tesis doctoral. Universidad de Gante.
- Couvreur, M.; Cosyns, E.; Hermy, M.; Hoffmann, M. (2005). Complementarity of epi- and endozoochory of plant seeds by free ranging donkeys. *Ecography* 28, 37–48. DOI: 10.1111/j.0906-7590.2005.04159.x
- de Pablos, I.; Peco, B. (2007). Diaspore morphology and epizoochorous dispersal of Mediterranean species: an experiment with animal coats. *Seed Science Research*, 17: 109-114. DOI: 10.1017/S0960258507708097
- Dellafore Capello, C. M. 2007. *Ecología del conejo silvestre (Oryctolagus cuniculus) en un sistema dunar costero*. Tesis doctoral. Universidad de Sevilla.
- D'hondt, B.; D'hondt, S.; Bonte, D.; Brys, R.; Hoffmann, M. (2012). A data-driven simulation of endozoochory by ungulates illustrates directed dispersal. *Ecological Modelling* 230, 114–122. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2012.01.014
- Eichberg, C.; Storm, C.; Schwabe, A. (2005). Epizoochorous and post-dispersal processes in a rare plant species: *Jurinea cyanoides* (L.) Rchb. (Asteraceae). *Flora* 200, 477–489. DOI: 10.1016/j.flora.2005.02.005
- Espigares, T.; Peco, B. (1993) Mediterranean annual pastures dynamics: the role of germination. *Journal of Vegetation Science* 4, 189-194. DOI: 10.2307/3236104
- Facelli, J.M.; Chesson, P.; Barnes, N. (2005). Differences in seed biology of annual plants in arid lands: a key ingredient of the storage effect. *Ecology* 86, 2998–3006. DOI: 10.1890/05-0304
- Fischer, S.F.; Poschlod, P.; Beinlich, B. (1996) Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. *Journal of Applied Ecology* 33, 1206–1222. DOI: 10.2307/2404699
- Freund, L.; Eichberg, C.; Retta, I.; Schwabe, A. (2014). Seed addition via epizoochorous dispersal in restoration: an experimental approach mimicking the colonization of bare soil patches. *Applied Vegetation Science* 17, 74–85. DOI: 10.1111/avsc.12052
- Fryxell, J.M.; Greever, J.; Sinclair, A.R.E. (1988). Why are Migratory Ungulates So Abundant? *American Naturalist* 131, 781-798. DOI: 10.1086/2F284822
- García Martín, P. (2004). History and characteristics of the meseteña



- transhumance routes. En: R.G.H. Bunce, M. Pérez-Soba, R.H.G. Jongman, A. Gómez Sal, F. Herzog and I. Austad (eds.). *Transhumance and Biodiversity in European Mountains*. Report from the EU-FP5 project Transhumount (EVK2-CT-2002–80017). IALE publication series no. 1, pp. 321, Alterra, Wageningen UR, Wageningen, pp. 255–258.
- Gillespie, R.; Baldwin, B.G.; Waters, J.M.; Fraser, C.I.; Nikula, R.; Roderick, G.K. (2012). Long-distance dispersal: a framework for hypothesis testing. *Trends in Ecology and Evolution* 27, 47–56. DOI: 10.1016/j.tree.2011.08.009
- Gordon, I.J. (2009). What is the Future for Wild, Large Herbivores in Human-Modified Agricultural Landscapes? *Wildlife Biology* 15, 1–9. DOI: 10.2981/06-087
- Hampe, A. (2011) Plants on the move: The role of seed dispersal and initial population establishment for climate-driven range expansions. *Acta Oecologica* 37, 666–673. DOI: 10.1016/j.actao.2011.05.001
- Harper, J.L. (1977). *Population biology of plants*. Academic Press, Londres, Reino Unido.
- Haynes, R.J.; Williams, P.H. (1993). Nutrient Cycling and Soil Fertility in the Grazed Pasture Ecosystem. *Advances in Agronomy* 49, 119–199. DOI: 10.1016/S0065-2113(08)60794-4
- Heinken, T.; Raudnitschka, D. (2002) Do wild ungulates contribute to the dispersal of vascular plants in central European forests by epizoochory? A case study in NE Germany. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 121, 179–194. DOI: 10.1046/j.1439-0337.2002.02029.x
- Hernández, Á.; Zaldívar, P. (2013). Epizoochory in a hedgerow habitat: seasonal variation and selective diaspore adhesion. *Ecological Research* 28, 283–295. DOI: 10.1007/s11284-012-1014-9
- Hevia, V.; Azcárate, F.M.; Oteros-Rozas, E.; González, J.A. (2013). Exploring the role of transhumance drove roads on the conservation of ant diversity in Mediterranean agroecosystems. *Biodiversity and Conservation* 22, 2567–2581. DOI: 10.1007/s10531-013-0539-8
- Higgins, S.I.; Nathan, R.; Cain, M.L. (2003). Are long-distance dispersal events in plants usually caused by nonstandard means of dispersal? *Ecology* 84:1945–1956. DOI: 10.1890/01-0616
- Hoffmann, I.; From, T.; Boerma, D. (2014). Ecosystem services provided by livestock species and breeds, with special consideration to the contributions of small-scale livestock keepers and pastoralists. *FAO Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture. Background study paper no. 66*. <http://www.fao.org/3/a-at598e.pdf>
- Hubbell, S.P. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey, EEUU.
- Huston, M.A. (1979). A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* 113:81–101. <http://www.jstor.org/stable/2459944>
- Huston, M.A. (1994). *Biological Diversity: The Coexistence of Species*. Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts, EEUU.
- Janzen, D.H. (1982a). Attraction of *Liomys* mice to horse dung and the extinction of this response. *Animal Behaviour* 30, 483–489. DOI: 10.1016/S0003-3472(82)80060-2
- Janzen, D.H. (1982b) Removal of Seeds from Horse Dung by Tropical Rodents: Influence of Habitat and Amount of Dung. *Ecology* 63, 1887–1900. DOI: 10.2307/1940128
- Janzen, D.H. (1984). Dispersal of Small Seeds by Big Herbivores: Foliage is the Fruit. *American Naturalist* 123, 338–353. <http://www.jstor.org/stable/2461100>
- Jordano, P. (2000). Fruits and frugivory. In: Fenner, M. (ed.). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, 2nd edition. CABI, Wallingford, Reino Unido, pp. 125–166.
- Kremer, A.; Ronce, O.; Robledo-Arnuncio, J.J.; Guillaume, F.; Bohrer, G.; Nathan, R.; Bridle, J.R.; Gomulkiewicz, R.; Klein, E.K.; Ritland, K.; Kupperman, A.; Gerber, S.; Schuele, S. (2012) Long-distance gene flow and adaptation of forest trees to rapid climate change. *Ecology Letters* 15, 378–392. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2012.01746.x
- Malo, J.E.; Suárez, F. (1995). Herbivorous mammals as seed dispersers in a Mediterranean dehesa. *Oecologia* 104, 246–255. DOI: 10.1007/BF00328589
- Malo, J.E.; Jiménez, B.; Suárez, F. (2000). Herbivore dunging and endozoochorous seed deposition in a Mediterranean dehesa. *Journal of Range Management* 53: 322 – 328. DOI: 10.2307/4003440
- Martínez Jiménez, M. (2004). Progresos en el manejo del jacinto de agua (*Eichhornia crassipes*). En: Labrada, R. (ed.), *Manejo de malezas para países en desarrollo*. Estudio FAO Producción y Protección vegetal 120 add. 1, FAO, Roma, Italia, Capítulo 2, Malezas problemáticas y su manejo en áreas



- cultivables y no cultivadas, pp. 175-181. <http://www.fao.org/docrep/007/y5031s/y5031s00.htm>
- Matthysen, E. (2012). Multicausality of dispersal: a review. En: Clobert, J.; Baguette, M.; Benton, T.G.; Bullock, J.M. (eds). *Dispersal ecology and evolution*. Oxford Univ. Press. Oxford, Reino Unido, pp. 3-18. DOI:10.1093/acprof:oso/9780199608898.003.0001
- McConkey, K.R.; Prasad, S.; Corlett, R.T.; Campos-Arceiz, A.; Brodie, J.F.; Rogers, H.; Luis Santamaria, L. (2012). Seed dispersal in changing landscapes. *Biological Conservation* 146, 1–13. DOI: 10.1016/j.biocon.2011.09.018
- McGahey, D.; Davies, J.; Hagelberg, N.; Ouedraogo, R. (2014). *Pastoralism and the Green Economy – a natural nexus?* Nairobi: IUCN and UNEP. x + 58p
- McNaughton, S.J. (1993). Grasses and grazers, science and management. *Ecological Applications* 3, 17-20. DOI: 10.2307/1941782
- Midgley, J.J.; White, J.D.M.; Johnson, S.D.; Bronner, G.N. (2015). Faecal mimicry by seeds ensures dispersal by dung beetles. *Nature Plants* 1, 15141 DOI: 10.1038/nplants.2015.141
- Milotić, T.; Hoffmann, M. (en prensa) How does gut passage impact endozoochorous seed dispersal success? Evidence from a gut environment simulation experiment. *Basic and Applied Ecology*. DOI: 10.1016/j.baae.2015.09.007
- Milton, S.J.; Siegfried, W.R.; Dean, W.R.J. (1990) The distribution of epizoochoric plant species: a clue to the prehistoric use of arid Karoo rangelands by large herbivores. *Journal of Biogeography* 17, 25-34. <http://www.jstor.org/stable/2845185>
- Muñoz, J.; Felicísimo, Á.M.; Cabezas, F.; Burgaz, A.R.; Martínez, I. (2004). Wind as a Long-Distance Dispersal Vehicle in the Southern Hemisphere. *Science* 304, 1144-1147. DOI: 10.1126/science.1095210
- Nathan, R. (2006). Long-Distance Dispersal of Plants. *Science* 313, 786-788. DOI: 10.1126/science.1124975
- Nathan, R.; Muller-Landau, H.C. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 278–285. DOI: 10.1016/S0169-5347(00)01874-7
- Nathan, R.; Schurr, F.M.; Spiegel, o.; Steinitz, O.; Trakhtenbrot, A.; Tsoar, A. (2008). Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology and Evolution* 23, 638–647 DOI: 10.1016/j.tree.2008.08.003
- Nathan, R.; Katul, G.G.; Bohrer, G.; Kuparinen, A.; Soons, M.B.; Thompson, S.E.; Trakhtenbrot, A.; Horn, H.S. (2011). Mechanistic models of seed dispersal by wind. *Theoretical Ecology* 4, 113-132. DOI: 10.1007/s12080-011-0115-3
- Niamir-Fuller M., ed. (1999). *Managing mobility in African rangelands: The legitimization of transhumance*. Intermediate Technology Publications, Londres, Reino Unido.
- Olea, P.P.; Mateo-Tomás, P. (2009). The role of traditional farming practices in ecosystem conservation: The case of transhumance and vultures. *Biological Conservation* 142, 1844–1853. DOI: 10.1016/j.biocon.2009.03.024
- Ortega, M.; Levassor, C.; Peco, B. (1997) Seasonal dynamics of Mediterranean pasture seed banks along environmental gradients. *Journal of Biogeography* 24, 177-195. DOI: 10.1046/j.1365-2699.1997.00080.x
- Oteros-Rozas, E. (2013). *Análisis de una práctica agraria tradicional en la cuenca mediterránea desde la perspectiva socio-ecológica: la trashumancia en la Cañada Real Conquense*. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- Pake, C.E.; Venable, D.L. (2000). Seed Banks in Desert Annuals: Implications for Persistence and Coexistence in Variable Environments. *Ecology* 77, 1427-1435. DOI: 10.2307/2265540
- Peco, B. (1989). Modelling mediterranean pasture dynamics. *Vegetatio*, 83: 269-276. DOI: 10.1007/BF00031699
- Peco, B.; Espigares, T.; Levassor C. (1998). Trends and fluctuations in species abundance and richness in Mediterranean annual pastures. *Applied Vegetation Science* 1, 21-28. DOI: 10.2307/1479082
- Peco, B.; López-Merino, L.; Alvir, M. (2006). Survival and germination of Mediterranean grassland species after simulated sheep ingestion: ecological correlates with seed traits. *Acta Oecologica* 30, 269–275. DOI: 10.1016/j.actao.2006.05.004
- Pérez-Camacho, L.; Rebollo, S.; Hernández-Santana, V.; García-Salgado, G.; Pavón-García, J.; Gómez-Sal, A. (2012). Plant functional trait responses to interannual rainfall variability, summer drought and seasonal grazing in Mediterranean herbaceous communities. *Functional Ecology* 26, 740-749. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2012.01967.x
- Picard, M.; Baltzinger, C. (2012). Hitch-hiking in the wild: should seeds rely on ungulates? *Plant Ecology and Evolution* 145, 24-30. DOI: 10.5091/



- plecevo.2012.689
- Pickering, C.; Mount, A. (2010). Do tourists disperse weed seed? A global review of unintentional human-mediated terrestrial seed dispersal on clothing, vehicles and horses. *Journal of Sustainable Tourism* 18, 239-256. DOI: 10.1080/09669580903406613
- Pickering, C.; Mount, A.; Wichmann, M.C.; Bullock, J.M. (2011). Estimating human-mediated dispersal of seeds within an Australian protected area. *Biological Invasions* 13, 1869-1880. DOI: 10.1007/s10530-011-0006-y
- Pickett, S. T.; White, P. S. (1985). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Orlando, Florida, EEUU.
- Plieninger, T.; Hui, C.; Gaertner, M.; Huntsinger, L. (2014) The Impact of Land Abandonment on Species Richness and Abundance in the Mediterranean Basin: A Meta-Analysis. *PLOS One* 9(5): e98355. DOI: 10.1371/journal.pone.0098355
- Quinn, J.A.; Mowrey, D.P.; Emanuele, S.M.; Whalley, R.D.B. (1994). The "Foliage is the Fruit" Hypothesis: *Buchloe dactyloides* (Poaceae) and the Shortgrass Prairie of North America. *American Journal of Botany* 81, 1545-1554. <http://www.jstor.org/stable/2445331>
- Ramos, M.E.; Robles, A.B.; Castro, J. (2006). Efficiency of endozoochorous seed dispersal in six dry-fruited species (Cistaceae): from seed ingestion to early seedling establishment. *Plant Ecology* 185, 97-106. DOI: 10.1007/s11258-005-9087-y
- Ridley, H.N. (1930). *The dispersal of plants throughout the world*. L. Reeve and Company, Ashford, Reino Unido.
- Rosas, C.A.; Engle, D.M.; Shaw, J.H.; Palmer, M.W. (2008). Seed dispersal by Bison bison in a tallgrass prairie. *Journal of Vegetation Science* 19, 769-778. DOI: 10.3170/2008-8-18447
- Savory, A. (1999) *Holistic Management. A New Framework for Decision Making*, Island Press, Washington DC,
- Schulze, K.A.; Buchwald, R.; Heinken, T. (2014): Epizoochory via the hooves – the European bison (*Bison bonasus* L.) as a dispersal agent of seeds in an open-forest-mosaic. *Tuexenia* 34:131–143. doi: 10.14471/2014.34.016.
- Schurr, F.M.; Spiegel, O.; Steinitz, O.; Trakhtenbrot, A.; Tsoar, A.; Nathan, R. (2009). Long-Distance Seed Dispersal. En: Østergaard, L. (ed). *Fruit Development and Seed Dispersal*. *Annual Plant Reviews* 38, 204–237. DOI: 10.1002/9781444314557.ch6
- Soons, M.B.; Ozinga, W.A. (2005). How important is long-distance seed dispersal for the regional survival of plant species? *Diversity and Distributions* 11, 165–172. DOI: 10.1111/j.1366-9516.2005.00148.x
- Sorensen, A. (1986) Seed dispersal by adhesion. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17, 443–463. <http://www.jstor.org/stable/2097004>
- Tackenberg, O.; Poschlod, P.; Bonn, S. (2003). Assessment of wind dispersal potential in plant species. *Ecological Monographs* 73:191–205. DOI: 10.1890/0012-9615(2003)073%5b0191:aowdpi%5d2.0.CO;2
- Tackenberg, O.; Römermann, C.; Thompson, K.; Poschlod, P. (2006). What does diaspore morphology tell us about external animal dispersal? Evidence from standardized experiments measuring seed retention on animal-coats. *Basic and Applied Ecology* 7, 45–58. DOI: 10.1016/j.baae.2005.05.001
- Taylor, K.; Brummer, T.; Taper, M.L.; Wing, A.; Rew, L.J. (2012). Human-mediated long-distance dispersal: an empirical evaluation of seed dispersal by vehicles. *Diversity and Distributions* 18, 942–951 DOI: 10.1111/j.1472-4642.2012.00926.x
- Terborgh, J.W. (2015). Toward a trophic theory of species diversity. *PNAS* 112, 11415–11422. DOI: 10.1073/pnas.1501070112
- Thornton, P.K.; Krusha, R.L.; Henninger, N.; Krisjanson, P.M.; Reid, R.S.; Atieno, F.; Odero, A.N.; Ndegwa, T. (2002). *Mapping Poverty and Livestock in the Developing World*. International Livestock Research Institute, Nairobi, Kenya, 124 pp. Disponible en: <http://www.ilri.cgiar.org/InfoServ/Webpub/fulldocs/mappingPLDW/index.htm>
- Tibayrenc, M.; Avise, J.C.; Ayala, F.J. (2015). In the light of evolution IX: Clonal reproduction: Alternatives to sex. *PNAS* 112, 8824-8826. DOI: 10.1073/pnas.1508087112
- Toledo, D.; Agudelo, M. S.; Bentley, A.L. (2011). The shifting of ecological restoration benchmarks and their social impacts: digging deeper into Pleistocene re-wilding. *Restoration Ecology* 19, 564–568. DOI: 10.1111/j.1526-100x.2011.00798.x
- Traba, J.; Levassor, C.; Peco, B. (2003) Restoration of species richness in abandoned Mediterranean grasslands: seeds in cattle dung. *Restoration Ecology* 11: 378-384. DOI: 10.1046/j.1526-100X.2003.00227.x
- Trakhtenbrot, A.; Nathan, R.; Perry, G.; Richardson, D.M. (2005). The importance



- of long-distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity and Distributions* 11, 173–181. DOI: 10.1111/j.1366-9516.2005.00156.x
- Trakhtenbrot, A.; Katul, G.G.; Nathan, R. (2014). Mechanistic modeling of seed dispersal by wind over hilly terrain. *Ecological Modelling* 274, 29–40. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2013.11.029
- Traveset, A. (1990). Post-dispersal predation of *Acacia farnesiana* seeds by *Stator vachelliae* (Bruchidae) in Central America. *Oecologia* 84, 506–512. DOI: 10.1007/BF00328167
- van Drunen, W.E.; van Kleunen, M.; Dorken, M.E. (2015). Consequences of clonality for sexual fitness: Clonal expansion enhances fitness under spatially restricted dispersal. *PNAS* 112, 8929–8936, DOI: 10.1073/pnas.1501720112
- Vander Wall, S.B.; Longland, W.S. (2005). Diplochory and the evolution of seed dispersal. En: Forget, P. M.; Lambert, J. E.; Hulme, P. E.; Vander Wall, S. B. (eds). *Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment*. CABI, Wallingford, Reino Unido, pp.297–314. DOI:10.1079/9780851998060.0297
- Venable, D.L. (2007). Bet hedging in a guild of desert annuals. *Ecology* 88, 1086–1090. DOI: 10.1890/06-1495
- Wang, B.C.; Smith, T.B. (2002). Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 379–385. DOI:10.1016/S0169-5347(02)02541-7
- Wessels, S.; Eichberg, C.; Storm, C.; Schwabe, A. (2008). Do plant-community-based grazing regimes lead to epizoochorous dispersal of high proportions of target species? *Flora* 203, 304–326. DOI: 10.1016/j.flora.2007.04.006
- Wichmann, M.C.; Alexander, M.J.; Soons, M.; Galsworthy, S.; Dunne, L.; Gould, R.; Fairfax, C.; Niggemann, M.; Hails, R.S.; Bullock, J.M. (2009). Human-mediated dispersal of seeds over long distances. *Proceedings of the Royal Society series B* 276, 523–532. DOI: 10.1098/rspb.2008.1131



Marco histórico, biogeográfico y social de la trashumancia.

*Pasado, presente y futuro de la trashumancia en España:
nomadismo en un país desarrollado*

Publicado como:
Manzano, P.; Casas, R. (2010).
Past, present and future of trashumancia in Spain:
nomadism in a developed country.
Pastoralism: Research, Policy and Practice (Practical Action) 1 (1), 72-90.
DOI: 10.3362/2041-7136.2010.005

Resumen

España presenta condiciones ecológicas excepcionales para el pastoreo móvil. Su clima semiárido y su geografía combinan una gran producción de biomasa en diferentes lugares del país durante diferentes épocas del año. Esto crea una racionalidad ecológica para la migración de grandes herbívoros que prosiguió después de la domesticación de los rumiantes. El pastoreo móvil de ganado en España, conocido como trashumancia, ha estado especialmente relacionado con la cría de ovejas y la producción de lana fina, y ha sido muy importante en el pasado del país. A pesar de un retroceso del el pastoreo móvil desde el siglo XIX en adelante, sus huellas aún se ven claramente en la legislación española y en las prácticas ganaderas españolas. ¿Pero cuáles son las razones de esta importancia pasada? ¿Por qué ha disminuido el pastoreo móvil y por qué, no obstante, ha sobrevivido? En este trabajo se analizan las causas de su existencia y de su importancia pasada en España. También se describe el declive experimentado en los últimos dos siglos y se presenta tanto la situación actual de la trashumancia como sus perspectivas de futuro.

Summary

Spain presents exceptional ecological conditions for mobile pastoralism. Its semi-arid climate and its geography combine large biomass production in different places of the country at different times of the year. This creates an ecological rationale for the migration of large herbivores that was continued after the domestication of ruminants. Mobile livestock herding in Spain, known as transhumance, has been especially related to sheep husbandry and fine wool production and has been very important in the country's past. In spite of a decline in mobile pastoralism from the 19th century onwards, its traces are still clear in Spanish legislation as well as in Spanish animal husbandry practices. But what are the reasons for this past importance? Why has mobile pastoralism declined and why, nevertheless, has it survived? In this paper we analyse the causes for its existence and for its past importance in Spain, and we describe the decline experienced in the two last centuries and present the present situation of transhumance and its future prospects.

Introduction

Grasslands represent a large portion of the world's continental surface and are the natural systems which support the largest herbivore biomass (Frank et al. 1998). Grasslands are usually represented in semi-arid areas of subtropical and temperate countries, as high rainfall leads to a forested landscape or to more productive agricultural uses. Nomadic pasturelands are estimated to occupy 26 million km², doubling the surface dedicated to agriculture (Grigg 1974).

Spain is one of the few semi-arid countries in the world having a highly developed economy (Huston 1993) and in this sense it is an exceptional country, because the resources available for scientific research are much higher than in other countries with comparable ecological conditions. Spain's long history is tightly linked with pastoralism and transhumance. Abundant documentation exists on drove roads used by pastoralists for centuries and, probably, millennia, including a rich cartography and some scientific works. This makes Spain a good example to analyse past and present trends of nomadic systems.

Ecological background

In semi-arid countries, animal migratory systems become very important for making efficient use of the primary productivity of the ecosystem, which is very variable between seasons (Fryxell and Sinclair 1988, Alerstam et al. 2003). The Mediterranean climate, in addition, has a high inter-annual variability of rainfall and plant productivity, a factor that enhances phenotypic plasticity of plants (Valladares et al. 2002); the same can apply to herbivores, who can adapt to climate instability through migration.

The first question that we should answer is why there are migratory animals at all. Migrations involve a large energy investment and risks that are not encountered among sedentary animals, and migration also involves the acquisition of evolutionary traits such as the ability to orientate (Alerstam et al. 2003). Migratory animals are, however, much more abundant in grazing ecosystems, exceeding the

sedentary ones by even one order of magnitude (Frank et al. 1998). The main reason to migrate is the availability of food, even though other factors may also be involved. In systems with differential biomass production between seasons and sites, the herbivore-carrying capacity of the ecosystem is determined by the food availability in periods of resource scarcity (Fryxell et al. 1988). If herbivores migrate following peaks of primary biomass production, their numbers will increase and they will become more abundant. Other factors may also be important, although not so evident. Migrations can have a positive effect in reducing predator pressure, as predators usually do not migrate.

The quality of the food also exerts a strong influence: the pastures have a high content in nutrients in systems with strong seasonal drought (Fryxell and Sinclair 1988) such as the wet season feeding grounds of wildebeest in the Serengeti. This phenomenon could be taking place in the south-east portion of the Iberian Peninsula, where rainfall seasonality is strongest (Clary 2008). The nutrient content of the vegetation may be related to the timing of the births in wildebeest (Fryxell and Sinclair 1988) and also in sheep from Spain, where lambs are born in the wintering areas (Arán 1944). The absence of herbivores is also important to allow the recovery of vegetation in systems where rainfall is constant throughout the year, increasing the stability of herbivore population dynamics (Fryxell et al. 1988). Hofmann (1989) makes a classification of ruminants according to their feeding behaviour, distinguishing between browsers, which are more selective feeders, intermediate feeders, and grazers, which are adapted to process high quantities of low-quality food. Grazers such as wildebeest or sheep are additionally more prone to be constrained by water shortages, as they cannot extract enough moisture from food, in contrast with browsers (Fryxell et al. 1988). It is popularly believed that the risk of starving causes animals to migrate (Cabo Alonso 1992), as may have been the case in the evolutionary history of birds (Bruderer and Salewski 2008). In the case of grazing ecosystems, on the contrary, it is the abundance of available food for migrating animals which causes population increase.

The physical configuration of Spain offers an ecological rationale for the

practice of transhumance. The Iberian Peninsula is dominated by the Mediterranean climate, with only the most northern portion enjoying permanent moist conditions. If we examine its geographical configuration and how main drove roads are configured, we observe that there is a low-lying area towards the south-western part of the country, which is the area from which most drove roads depart in spring (see Figure 1). Other departure areas include the coastal plains and the Ebro valley. We

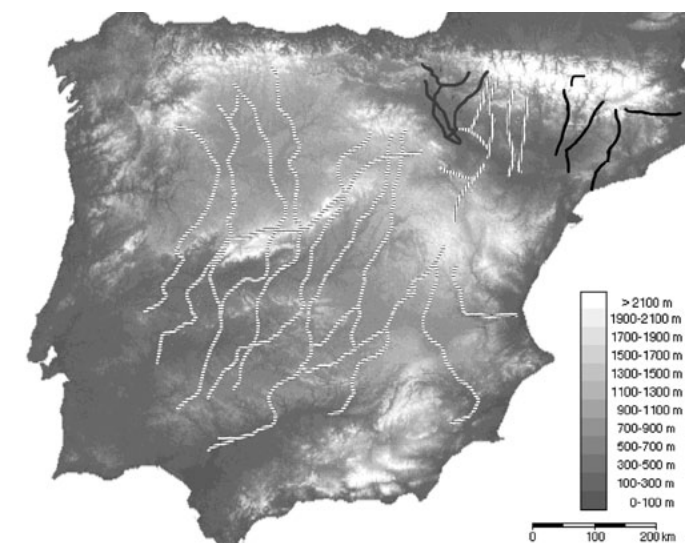


Figure 1: Mountain relief and main drove roads in Spain. Key for roads: horizontal stripes, Castile; grey, Navarre; vertical strips, Aragon; black, Catalonia.

can also observe that drove roads invariably end up in mountain areas, preferentially towards the north of the country. Winter pastures are always situated in areas where the mean temperature during the coldest month is above 6°C, whereas summer pastures always lie in areas where the mean temperature in the hottest month does not exceed 17°C (Garzón 2001).

Both climate and soil water reserves affect plant growth rates, which are summarized in Figure 2 based on Papadakis (1960). In a pattern that repeats itself all over the country, wintering areas are situated in places where plant

production does not stop during the winter months, due to warm and moist conditions, and summer pastures are complementarily situated where summer drought is not severe enough to stop plant growth (Cabo Alonso 1992). Transhumant livestock also avoid both the extremely dry and hot

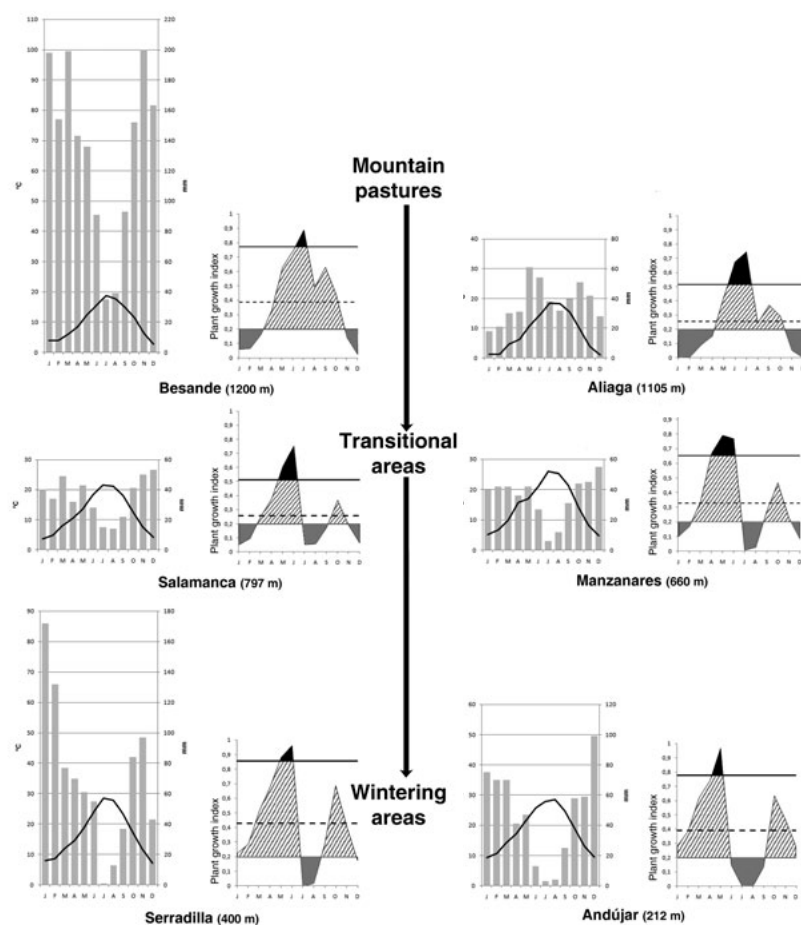


Figure 2: Two examples of livestock routes in Spain, with their associated auxidiagrams (after Papadakis 1960). a) Cañada de La Plata (western Spain); b) Cañada Conquense (eastern Spain). Both show a consistent pattern of winter- and summer-productive areas and a transitional zone of spring and autumn productivity in spite of the different rainfall levels. Key: grey area: plant growth; black area: intense plant growth; dotted line: mean annual plant growth index; continuous line: double the mean annual plant growth index.

conditions of the summer in south-western Spain and the extremely cold and snowy conditions of the mountains situated in the northern part of the country. Interestingly, transhumant livestock makes a very efficient use not only of the maximum productivity peaks of wintering as well as summer pasture areas, but also of the transitional areas that have to be crossed in the journey between winter and summer pastures. The production pattern in the transitional areas is bimodal, with peaks in spring and autumn and unproductive periods in summer as well as in winter. The pattern observed in Figure 2 repeats itself across the drove roads irrespective of the ancient Spanish kingdom they belong to, highlighting the efficiency of transhumance at making optimal use of the available natural conditions.

The consequences of this system are direct benefits for primary biomass production as well as on biodiversity and habitat connectivity. Grazing of pasture by large herbivores directly stimulates the re-growth of plants, increasing the productivity of the system (Frank et al. 1998) as well as the biodiversity through the relaxation of competition (Huston 1994). Those benefits are maintained, though, only if a certain threshold of overgrazing is not reached, a threshold which is determined by the natural equilibrium that is maintained by traditional systems of exploitation.

Drove roads also contribute to the maintenance of habitat connectivity in Spain, especially in a country affected, like other developed nations, by a process of habitat compartmentalization or fragmentation. In order to assess if the Spanish drove road network is effective against this process, we need to consider the network of secondary roads. Figure 3a shows how this network extends to every region of the country. But if we reduce the scale of our observation, such as in Figure 3b, we see that the network virtually covers every spot of the map. In fact, the Spanish drove road network, which presumably has inherited the ancient routes followed by wild herbivores, can be described as a natural fractal, as it is subdivided in third, fourth and fifth level roads that cover all the territory (Gómez Orea and Gómez Villarino 2006). Large domestic herbivores transport seeds and even insects (by sheep, as seen in Manzano et al. 2005 or in Fischer et al. 1996) across very long distances (Manzano and Malo 2006, Manzano et al.

2006). The role of drove roads as biological corridors is intimately related with their use for livestock transport, and it is therefore lost if they are used for other purposes. Conservation of drove roads guarantees a connectivity

Figure 3a



Figure 3b

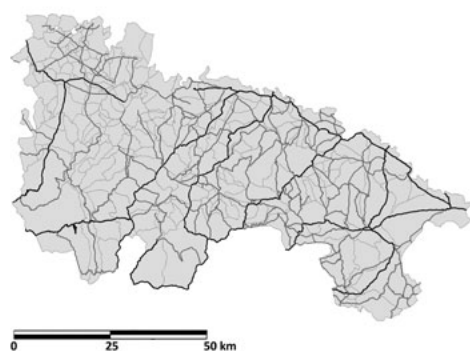


Figure 3: Drove roads at different scales in Spain. a) First (black) and second (grey) level drove roads in Spain, b) third (black) and fourth (grey) level roads in the province of La Rioja.

needed for the conservation of biodiversity as well as of ecological processes (Castellano Jiménez et al. 2006) in a country where the massive construction of infrastructures for transport is especially problematic for habitat connectivity (Rosell et al. 2002).

Other movement systems involving shorter distances between summer and winter pastures are also possible in Spain, but much less profitable, at least in the portion of the country dominated by the Mediterranean climate. Those systems are similar to the transhumance practiced in Central and Northern Europe, which involves valley-summit transits (see Bunce et al. 2004a for a review, and Huband et al. 2009). This type of transhumance is more common in humid climates where the animals spend the summer months in the pastures that are snow-covered during the winter, while the grass of the lowlands is reaped, at least partially, at the end of the summer. However, moister conditions are not prevalent in the summer in Mediterranean mountains compared to adjacent lowland areas, and the mountains also exhibit certain water restrictions that limit plant productivity as well as food intake by livestock, as we have previously seen. Winter pastures in the lowlands do not produce grass during summer and reaping is hence not possible, while in winter they face frequent cold conditions that severely limit plant growth. All factors summed up make short-scaled transhumant systems much less productive than the broad-scaled ones in Spain.

Historical background

Large herbivores have been present in Spain since before the domestication of livestock (Rivals et al. 2004), and the grazers among them, i.e. aurochs and horses, probably undertook seasonal migrations since the end of the last glacial period (Garzón Heydt 1993). The length of their routes would be comparable to those of other large herbivores (Berger 2004). Possible traces of their ancient migrations can be seen in the routes followed afterwards by the Spanish drove roads. They cross valleys at steep inclines, which is more typical of quadrupeds than of bipeds (Gómez Sal and Lorente 2004). Other traces include the way roads cross mountain passes or river fords (Cabo Alonso 1992).

With time, wild herbivores would have been displaced by their human hunters, who started to breed livestock and followed the same routes they took when hunting. This process would have been similar to the way domestication of reindeer has occurred in the recent centuries (Ingold



Merinas en majada del puerto de Pandetrave

1980) and would have also driven wild herbivore populations to extinction. It is noteworthy that this change from the dominance of wild herbivores to the substitution by domestic livestock and the eradication of their wild counterparts would have had negligible impact on the ecosystem processes. Domestic herbivores would have fulfilled the same ecosystem functions. The most common introduced herbivores are sheep (Zohary et al. 1998), which belong to the same herbivore functional groups as the displaced autochthonous ruminants, i.e. grazers (Hofmann 1989). Others, like cattle or horses, are tamed descendants of their wild counterparts.

It seems therefore obvious that the origins of transhumance in Spain date back to the very origins of animal husbandry, but unfortunately there is no direct historical evidence. There is, however, some archaeological and indirect historical evidence that confirms this hypothesis. Untermann (1961) identifies a consistency among central Iberian place names that coincides with the transhumant routes that are present on the Atlantic side of the Peninsula. This consistency would have been caused by the seasonal movement of animals and people; in contrast, the place names on the

Mediterranean side are more heterogeneous, which would reflect the lack of contact among different peoples due to their independent nomadic movements. A relationship between the distribution of autochthonous cattle breeds and the cultures populating the Peninsula described by the Roman historians has also been observed (Garzón 2001). Further evidence are the steles found in the southwest of the Peninsula that could be a sign for winter feeding areas (Sánchez-Corriendo Jaén 1997) or the different memorials of pre-Roman cultures that had livestock as their motifs (Cabo Alonso 1992).

Roman historians confirm the abundance of drove roads and the importance of transhumance in their metropolitan territory. They may have considered pastoralists from other countries as barbarians, in conformity with official propaganda (Sánchez-Corriendo 1997), an idea strengthened by conflicts between pastoralists and invaders when the former tried to reach their winter pastures. The importance of livestock husbandry at the time of the Roman conquest has been confirmed (Cabo Alonso 1992) and the pastoralist background of most Spanish soldiers in Hannibal's army was cited by Livy in his History of Rome, XXI, 43, 8, when he relates the impassioned speech of the general before the Tesino battle (Livio 1990). This testimony could be interpreted as the first historical proof of transhumance in Spain.

Transhumance continued in the Early Middle Ages, first with the Visigoths who invaded the country in the 5th century, and afterwards with the Arab invasion in the 8th century. The first documents regulating transhumance in Spain date from the Early Middle Ages, when the Visigoth kings enacted the *Fuero Juzgo* (Klein 1981). After the Arab invasion, Spain experienced some centuries of political division and instability. Initially, the Muslim kingdom occupied most of the country, leaving the more humid northern territories to Christian warlords, who slowly formed the kingdoms that would lead the Reconquest. Three centuries later, the Muslim kingdom fell into decline and was divided into several territories, which lost land to their Christian enemies until the last surviving kingdom, Granada, surrendered in 1492. Especially in the early Middle Ages, pastoralists often had to cross many frontiers. For this period, documentation of transhumance becomes

scarce, but it continued even on routes that went across borders (Viguera Molins 1997, Fernández Otal 2006); at times, obviously, it was affected by war, but once peace was restored, pastoralists could have been able to continue their seasonal movements. It was probably at this time when the local sheep, whose good-quality wool was known in Rome, were crossed with Moroccan sheep to create the merino breed with its unique wool (Klein 1981). The importance of livestock husbandry during the Islamic times is clear because of the contribution of Arabic to the specialized vocabulary of sheep husbandry.

The influence of transhumance and merino sheep husbandry was greatest during the Late Middle Ages and the Modern Era, associated with the Mesta. In 1273 the Castile king created a professional association of merino breeders that would be the equivalent to a modern lobby. It was named *Concejo de la Mesta* and it enjoyed privileges over the following five centuries, providing the country in exchange with its most valuable export commodity (García Martín 2004), the finest wool in the world. The more profitable long-distance transhumant regime was reserved for the merino wool sheep, leaving the less profitable short-distance movements for sheep breeds specialized in milk production. The Mesta acquired legal recognition and classification of drove roads to protect them against invasions from the farmers who cultivated adjacent lands and guaranteed rights over pasturelands, thus deepening the age-old conflicts between both communities (Klein 1981). The legal enforcement of the protection of drove roads made possible their conservation until modern times, and as the administration of the country became more centralized, these benefits were extended to the drove roads in the kingdoms neighbouring Castile. The Mesta was active throughout the modern era, although not without trouble; its transhumant movements and organization were affected by the secession of Portugal from Spain in the 17th century (Marín Barriguete 1991) and its members suffered from reprisals when they took sides in the war of the Castilian *Comuneros* in the 16th century (Klein 1981). The subsequent concentration of sheep property in a few hands caused a reduction in wool production, which recovered during the next century as the number of sheep reached a maximum in 1765 of 3.75 million

transhumant sheep. With the loss of its monopoly at the time of the Napoleonic Wars, the merino wool economy entered a decline from which it did not recover (García Martín 2004).

During this time transhumance was also practised in other Spanish regions. As the Reconquest progressed, first the territories of the Crown of Aragon and then Andalusia consolidated their own models of transhumance. Although not as broad-scaled and productive as in Castile, these movement systems maintained transhumant practices from the Islamic period (Fernández Otal 2004). Aragonese shepherds even formed their own professional associations, called *ligallos*, which protected their interests and their drove roads. Although their *entrefino* wool did not have the high quality of merino, it was good enough to be exported to countries in the Mediterranean basin, boosting the herders' economies.

The exploitation of merino wool outside Spain and its territories at the end of the 19th century (Arán 1944, García Martín 2004) destroyed the economy of herders as prices sank. This trend continued with the commercial launch of artificial fibres after World War II (Ruiz 2001), making it impossible to cover shearing costs through the sale of wool, even for sheep with the best fibre quality.

One last event further changed transhumance in Spain: the revolution in transportation with the introduction of railroads and trucks. During the late 19th century the basic Spanish railroad network was built, converting the traditional trip on foot that took one month in spring and another month in autumn into a quick one-day journey. This left drove roads unused and, consequently, victims of all kinds of misuses. The situation was made worse with the introduction of trucks for livestock transport, reducing even more the travel time and the use of drove roads. Many herders intensified their production and stopped doing transhumance, bringing food to the animals instead of bringing the animals to where the peak in food production was located. The rural exodus after the industrialization of the country has added to the process, turning transhumance into a marginal activity. Even if livestock is largely extensive now (Casas Nogales

and Manzano Baena 2007), keeping livestock in the ancient wintering areas throughout the year prompts overgrazing problems, while the abandonment of summer pastures is causing severe losses in biodiversity (Garzón 2001, Ruiz 2001).

Current situation

In the last few decades, Spanish agriculture and pastoralists have experienced great changes. The last half of the 20th century in Spain has been a time of great economic development that has accelerated the process of intensification in agriculture (Díaz Pineda 2001), further reinforced by the CAP (Common Agricultural Policy) of the European Union. Although livestock numbers have not declined, the agricultural workforce has, mainly due to industrialization (see Table 1). The increasing number of pigs and cattle (up 25 per cent in the last 20 years) results from a shift in Spanish eating habits, from a Mediterranean diet to one based more on low quality meat that is dependent on fodder rather than natural forage. Statistics also reflect a decline in the number of self managed farms and an increase in the number of workers who are employees. These changes are the result of policies that favour intensification on large scale farms that are not located in marginal pastoral areas, and a loss of family farms engaged in pastoralism.

Year		1987	1995	2004
Workers	Total in agriculture	1,726,500	1,141,000	1,031,800
	As employees	572,400	412,200	511,100
Animals	Cattle	5,094,000	5,512,000	6,653,000
	Sheep	22,994,000	21,323,000	22,672,000
	Pigs	17,303,000	18,161,000	24,895,000
	Goats	2,888,000	2,605,000	2,833,000

Table 1. Evolution of number of workers in the agricultural sector and of animals in Spain since the joining of the European Economic Community, later European Union. The figures for the animals are for reproducers as well as for animals destined to consumption. *Source: Instituto Nacional de Estadística (2007).*

Transhumance is still practised in Spain by the owners of about 1 million animals (Gómez Sal and Lorente, 2004). The broad-scale livestock movements of 500-800 km are now made by truck, and only some of the short-scale movements are done on foot. As a consequence, drove roads are not used and suffer changes from diverse quarters. Ploughing from nearby fields is the most common form of encroachment. Highways and housing developments have often been built directly on drove roads (Cabo Alonso 2004), as authorities usually consider that they are not useful any more if they are kept for their traditional uses. Therefore, these secondary uses frequently result in the destruction of the drove roads.

The best picture of transhumant herders' current situation and the problems they face is given by the herders themselves. Álvarez de Toledo y Urquijo (2006) relates that, even for a short-distance transhumance in Central Spain, costs are always higher on foot than by truck (about 20 per cent more). However, for short-distance transhumance, costs are acceptable if several small herders put their animals together to reduce labour costs. Even in this case, only spring transhumance is done by foot, because the higher number of cows with calves and the shorter duration of daylight in autumn entail higher costs that herders cannot afford. Herders also practice transhumance not for economic reasons but because they know that the long term sustainability of their pastures depends on periodically resting them.

Animal healthcare problems, such as brucellosis or bluetongue disease, have recently increased the suspicion of government officials concerning mobile herds and have complicated the practice of transhumance. As a consequence, bureaucracy has increased, while the political organization of Spain, divided into several regional autonomous entities, further complicates procedures. Older pastoralists in particular do not welcome any changes that mean more paperwork.

The advancing age of the pastoral population is something that herders are aware of and worry about (Gómez Benito and González 2002). The low involvement of young people in the sector is mainly caused by the

perception that shepherding is a low-prestige profession (Cánoves et al. 2004), but all of rural Spain has been affected by the abandonment of small municipalities, which are left to its oldest inhabitants (Table 2). The lack of employment opportunities for women unbalances rural sex ratios and, in turn, makes rural life less attractive for young male herders.

Settlement Size	1950	1970	1981	1991	2001	2006
< 5,000 inh.	9,420,141	7,658,596	6,590,631	6,266,647	6,152,912	6,008,095
> 5,000 inh.	18,697,732	26,297,451	31,155,629	33,197,225	34,694,459	38,700,869

Table 2. Evolution of rural and urban population in Spain. Source: Instituto Nacional de Estadística (2007).

Transhumance in Spain has a deep cultural heritage. Knowledge that has been transmitted from generation to generation (Rodríguez Pascual 2004), gives transhumance added value in terms of the intrinsic cultural richness it bears. But the ageing of the pastoral population endangers the whole system, which cannot be recovered once it is lost.

In order to achieve a change in these trends, in 1995 the Spanish Government passed Act 3/1995 on drove roads. This law protects the whole network and gives priority to livestock use, to avoid the destruction and usurpation of the common heritage that the roads represent (Mangas Navas 2004). The Ministry of Environment is seriously committed to the protection of drove roads, but the responsibility for environmental issues rests with the Spanish regions. Unfortunately, many policy makers from the local regional authorities ignore the requests of society to commit themselves to supporting transhumance. Instead, they concentrate their efforts on secondary uses such as tourism and leisure activities (see contributions by local politicians in Ministerio de Medio Ambiente 2006).

Future perspectives

Transhumance in Spain has experienced a sustained crisis lasting two centuries, but there are reasons to be optimistic. In the last few years,

scientists have documented the environmental values of extensification, and especially of transhumance. Its maintenance is needed for the preservation of specific habitats of high ecological value (Bunce et al. 2004b), including systems such as *dehesas* or *montados*, which are open savanna-like formations of evergreen oaks typical of south-western Spain and southern Portugal. These are considered to be a paradigm for the sustainable use of the landscape (Olea and San Miguel 2006). The role of drove roads as ecological corridors has been proved (Manzano and Malo 2006) and it has been shown that extensive livestock production provides indirect economic services that exceed by far the monetary revenues they generate (Casas Nogales and Manzano Baena 2007). The value of grasslands as carbon sinks adds interest to these systems (Tennigkeit and Wilkes 2008), whose indirect values may have been underestimated so far. A future perspective of rising fuel costs is predicted to add market value to an activity already extremely efficient in the use of natural resources. Such a sustainable high-production system turns out to be particularly attractive in a global society that faces the challenge of looking for sustainable production-consumption systems (Lebek and Lorek 2008).

The increasing mistrust of consumers about the products of intensive animal husbandry, as a consequence of 'mad cow disease' and other problems, is awakening the interest of the general public to certified high-quality products. This opportunity should be used by transhumant pastoralists, whose extensive production procedures guarantee, in principle, the highest quality.

The implementation of agri-environment schemes since 1992 in the EU has helped to reduce the negative effects of intensification in the last few years (Peco 2001).

Modern technologies are contributing to shaping a pastoralism of the 21st century. Mobile phones are much appreciated among Spanish pastoralists, because they have caused a small revolution in their lives. They are not so isolated on their farms and have access to communications just as any other citizen, contributing to their self-appreciation as a collective



Ovejas trashumantes por el centro de Madrid.

group. The wider use of GPS devices at affordable prices also opens very promising possibilities for transhumance.

Conservationists are also modifying their attitude towards livestock husbandry. The historical conflicts between pastoralists and iconic species of the Spanish fauna, such as wolves or bears, contributed to reciprocal mistrust. Scientific evidence, however, has shown in recent years the importance of livestock for maintaining ecological processes, and conservationists are now opting for approaches that benefit both wildlife and herders. The use of guard dogs to protect livestock against wolf attacks is well documented (Gómez Sal 2004, Garzón-Heydt 2004, Rodríguez Pascual 2004) and their distribution has proven to be a successful tool to prevent conflicts with wildlife. Spain may not be exceptional in the use of guard dogs for conservation issues; they are also successfully used in India to prevent tiger attacks and reduce conflicts with locals (Khan 2009).

Thanks to improved public awareness, an initiative exists since 1993 to recover the traditional use of livestock roads in Spain. The Project 2001 (Garzón 2001, Garzón-Heydt 2004) has been organizing long distance

transhumant movements of about 2,000 sheep by foot every year, with different objectives. If drove roads are used, they will be increasingly protected against misuse. Their use, in conjunction with modern technologies, such as mobile phones or four wheel drive vehicles, or in response to the needs of contemporary herders, helps to identify problems that may not be visible if the road is just a line on the map. For transhumance to be economically sustainable, flocks have to be bigger than in the past, and the drove roads must be used in order to know if the roads are wide enough to accommodate larger herds. But making transhumance visible is probably the most important objective achieved by the project. The image of flocks crossing Madrid, with thousands of people enjoying the spectacle, has been seen in TV stations worldwide, making the general public aware of a crisis that affects us all.

Note

The plant growth index (I_{PG}) of the auxodiagrams is calculated after the following formula:

$$I_{PG} = \frac{h}{12} * \frac{(8H^2T^2)}{(1+4H^2)(20^2+T^2)+10^{-6}(1+2H)T^6}$$

where h is the duration of the day in hours, T is the mean monthly temperature in °C and H is the humidity index. Data for the different stations are taken from Elías Castillo and Ruiz Beltrán (1977). Papadakis (1960) considers plant growth to be stopped for $I_{PG} < 0.2$, and to be intense for values that double the mean annual I_{PG} .

Acknowledgements

This paper originated from a work commissioned and funded by the World Initiative for Sustainable Pastoralism (WISP) under the International Union for Conservation of Nature (IUCN). The authors would like to thank Jesús Garzón and Jonathan Davies for their support, as well as Nacho Izquierdo Misiego and Laura Cortada for their help with the manuscript.

References

- Alerstam, T., A. Hedentrom and S. Akesson. (2003). 'Long-distance migration: evolution and determinants', *Oikos* 103: 247–260.
- Álvarez de Toledo y Urquijo, A. (2006). 'La trashumancia vista por los trashumantes', in I Congreso Nacional de Vías Pecuarias, 4–7 de mayo de 2005, ed. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid; pp. 189–197.
- Arán, S. (1944). La producción de ganado merino en España: Su evolución en el país, su expansión en el extranjero. Ministerio de Agricultura, Madrid.
- Berger, J. (2004). 'The last mile: how to sustain long-distance migration in mammals', *Conservation Biology* 18: 320–331.
- Bruderer, B. and V. Salewski. (2008). 'Evolution of bird migration in a biogeographical context', *Journal of Biogeography* 35, 1951–1959.
- Bunce, R.G.H. M. Pérez-Soba, R.H.G. Jongman, A. Gómez Sal, F. Herzog and I. Austad. (2004a). Transhumance and Biodiversity in European Mountains. Report from the EU-FP5 project Transhumount (EVK2-CT-2002–80017). IALE publication series no. 1, pp. 321, Alterra, Wageningen UR, Wageningen.
- Bunce, R.G.H. M. Pérez-Soba and G. Beaufoy. (2004b). 'Application of the DPSIR (Driving forces, Pressures, State, Impact, Response) framework for the identification of the habitats depending upon transhumance', in Transhumance and Biodiversity in European Mountains. Report from the EU-FP5 project Transhumount (EVK2-CT-2002–80017). IALE publication series no. 1, pp. 321, eds. R.G.H. Bunce, M. Pérez-Soba, R.H.G. Jongman, A. Gómez Sal, F. Herzog and I. Austad, Alterra, Wageningen UR, Wageningen; pp. 285–301.
- Cabo Alonso, Á. (1992). 'Medio natural y trashumancia en la España peninsular', in Mesta, trashumancia y lana en la España moderna, eds. F. Ruiz Martín and Á. García Sanz. Crítica, Barcelona pp. 11–41.
- Cabo Alonso, Á. (2004). 'Funciones no ganaderas de las viejas vías pecuarias', in: Historia, clima y paisaje. Estudios geográficos en memoria del profesor Antonio López Gómez, ed. Universitat de València, Valencia; pp. 99–110.
- Cánoves, G., M. Villarino, G.K. Priestley and A. Blanco. (2004). 'Rural tourism in Spain: an analysis of recent evolution', *Geoforum* 35: 755–769.
- Casas Nogales, R. and Manzano Baena, P. (2007). Valoración económica del pastoralismo en España. World Initiative for Sustainable Pastoralism. Nairobi, Kenya.

- Castellano Jiménez, E., I. Nogales Ruiz and R. Rodríguez García. (2006). 'El papel de las vías pecuarias en la conectividad del territorio', I Congreso Nacional de Vías Pecuarias, 4–7 de mayo de 2005, ed. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, pp. 189–197.
- Clary, J. (2008). 'Rainfall seasonality determines annual/perennial grass balance in vegetation of Mediterranean Iberian', *Plant Ecology* 195, 13–20.
- Díaz Pineda, F. (2001). 'Intensification, rural abandonment and nature conservation in Spain', in Examples of European agri-environment schemes and livestock systems and their influence on Spanish cultural landscapes. Alterra Rapport 309, eds. R.G.H. Bunce, M. Pérez-Solba, B.S. Elbersen, M.J. Prados, E. Andersen, M. Bell and P.J.A.M. Smeets, Wageningen, The Netherlands, pp. 23–38.
- Fernández Otal, J.A. (2006). 'Las vías pecuarias en Aragón. Una retrospectiva histórica', in I Congreso Nacional de Vías Pecuarias, 4–7 de mayo de 2005, ed. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid; pp. 103–141.
- Fischer, S., P. Poschlod and B. Beinlich. (1996). 'Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands', *Journal of Applied Ecology* 33: 1206–1222.
- Frank, D.A., McNaughton, S.J. and Tracy, B.F. (1998). 'The ecology of the earth's grazing ecosystems', *BioScience* 48, 513–521.
- Fryxell, J.M. and A.R.E. Sinclair. (1988). 'Causes and consequences of migration by large herbivores', *Trends in Ecology and Evolution* 3, 237–241.
- Fryxell, J.M., J. Greever and A.R.E. Sinclair. (1988). 'Why are migratory ungulates so abundant?', *American Naturalist* 131, 781–798.
- García Martín, P. (2004). 'History and characteristics of the meseteña transhumance routes', in Transhumance and Biodiversity in European Mountains. Report from the EU-FP5 project Transhumount (EVK2-CT-2002–80017). IALE publication series no. 1, pp. 321, eds. R.G.H. Bunce, M. Pérez-Soba, R.H.G. Jongman, A. Gómez Sal, F. Herzog and I. Austad, Alterra, Wageningen UR, Wageningen; pp. 255–258.
- Garzón, J. (2001). 'Importancia de la trashumancia para la conservación de los ecosistemas en España'. Boletín de la Institución Libre de Enseñanza 40–41: 35–60.
- Garzón Heydt, J. (1993). 'La trashumancia como reliquia del paleolítico', in

- Actas del Simposio: Trashumancia y Cultura Pastoril en Extremadura, ed. Asamblea de Extremadura, Mérida, pp. 27–34
- Garzón-Heydt, J. (2004). 'Recovering transhumance in Spain for long-term nature conservation', in *Transhumance and Biodiversity in European Mountains*. Report from the EU-FP5 project Transhumount (EVK2-CT-2002–80017). IALE publication series no. 1, pp. 321, eds. R.G.H. Bunce, M. Pérez-Soba, R.H.G. Jongman, A. Gómez Sal, F. Herzog and I. Austad, Alterra, Wageningen UR, Wageningen; pp. 259–263.
- Gómez Benito, C. and J.J. González. (2002). 'Agricultura y sociedad en el cambio de siglo'. McGraw-Hill-UNED, Madrid.
- Gómez Orea, D. And T. Gómez Villarino. (2006). 'Las vías pecuarias en la ordenación del territorio', in *I Congreso Nacional de Vías Pecuarias*, 4–7 de mayo de 2005, ed. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, pp. 63–84.
- Gómez Sal, A. and I. Lorente. (2004). 'The present status and ecological consequences of transhumance in Spain', in *Transhumance and Biodiversity in European Mountains*. Report from the EU-FP5 project Transhumount (EVK2-CT-2002–80017). IALE publication series no. 1, pp. 321, eds. R.G.H. Bunce, M. Pérez-Soba, R.H.G. Jongman, A. Gómez Sal, F. Herzog and I. Austad, Alterra, Wageningen UR, Wageningen; pp. 233–248.
- Grigg, D.B. (1974). *The agricultural systems of the world. An evolutionary approach*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Hofmann, R.R. (1989). 'Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system', *Oecologia* 78, 443–457
- Huband, S., McCracken, D.I. and Mertens, A., (2010). Long and Short-Distance Transhumant Pastoralism In Romania: Past And Present Drivers of Change, *Pastoralism* 1, 55–71.
- Huston, M.A. (1993). 'Biological Diversity, Soils, and Economics', *Science* 262, 1676–1680.
- Huston, M.A. (1994). *Biological diversity. The coexistence of species in changing landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge, United States.
- Ingold, T. (1980). *Hunters, pastoralists and ranchers: reindeer economies and their transformations*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Instituto Nacional de Estadística. (2007). INEbase. Instituto Nacional de Estadística, Madrid, Spain. <http://www.ine.es/inebmenu/indice.htm>
- Khan, M. M. H. (2009). 'Can domestic dogs save humans from tigers *Panthera tigris*?', *Oryx* 43: 44–47.
- Klein, J. (1981). *La Mesta*. Alianza Editorial, Madrid.
- Lebek, L. and Lorek, S. (2008). 'Enabling sustainable production-consumption systems', *Annual Reviews in Environmental Resources* 33: 241–275.
- Livio, Tito. (1990). *Ab urbe condita*. Libro XXI. Gredos, Madrid, Spain.
- Mangas Navas, J.M. (2004). 'Recovery of the national network of transhumance routes : the programme of the Ministry of the Environment', in *Transhumance and Biodiversity in European Mountains*. Report from the EU-FP5 project Transhumount (EVK2-CT-2002–80017). IALE publication series no. 1, pp. 321, eds. R.G.H. Bunce, M. Pérez-Soba, R.H.G. Jongman, A. Gómez Sal, F. Herzog and I. Austad, Alterra, Wageningen UR, Wageningen; pp. 265–270.
- Manzano, P., J.E. Malo and B. Peco. (2005). 'Sheep gut passage and survival of Mediterranean shrub seeds', *Seed Science Research* 15: 21–28.
- Manzano, P. and J.E. Malo. (2006). 'Extreme long-distance seed dispersal via sheep', *Frontiers in Ecology and the Environment* 4: 244–248.
- Manzano, P., C. Levassor and J.E. Malo. (2006). 'Dispersión endozoócora a larga distancia por ganado trashumante a lo largo de cañadas reales', in *Actas do 2º Congresso ibérico de ecologia. Crise da biodiversidade: conhecimento e acção*, ed. Speco-AEET, Lisboa, p. 24.
- Marín Barriguet, F. (1991). 'La revuelta portuguesa de 1640 y sus consecuencias para la ganadería trashumante', *Cuadernos de Historia Moderna* 11: 195–208.
- Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. (2007). *Anuario de Estadística Agroalimentaria 2006*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid, Spain. http://www.mapa.es/es/estadistica/pags/anuario/Anu_06/indice.asp
- Ministerio de Medio Ambiente. (2006). *I Congreso Nacional de Vías Pecuarias*, 4–7 de mayo de 2005). Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Olea, L. and San Miguel, A. (2006). 'The Spanish dehesa. A traditional Mediterranean silvopastoral system linking production and nature conservation' *Grassland Science in Europe* 11: 3–13.
- Papadakis, J. (1960). *Geografía agrícola mundial*. Salvat, Barcelona.

- Peco, B. (2001). 'A European overview of the implementation and effectiveness of agri-environment schemes established under Regulation 2078/92', in Examples of Europe-an agri-environment schemes and livestock systems and their influence on Spanish cultural landscapes. Alterra Rapport 309, eds. R.G.H. Bunce, M. Pérez-Solba, B.S. Elbersen, M.J. Prados, E. Andersen, M. Bell and P.J.A.M. Smeets, Wageningen, The Netherlands, pp. 77–84.
- Rivals F, S. Kacimi and J. Moutoussamy. (2004). 'Artiodactyls, favourite game of prehistoric hunters at the Caune de l'Arago Cave (Tautavel, France). Opportunistic or selective hunting strategies?', European Journal of Wildlife Research 50: 25–32.
- Rodríguez Pascual, M. (2004). 'The stock raising culture of transhumant herders' in Transhumance and Biodiversity in European Mountains. Report from the EU-FP5 project Transhumant (EVK2-CT-2002–80017). IALE publication series no. 1, pp. 321, eds. R.G.H. Bunce, M. Pérez-Solba, R.H.G. Jongman, A. Gómez Sal, F. Herzog and I. Austad, Alterra, Wageningen UR, Wageningen; pp. 277–282.
- Rosell, C., Álvarez, G., Cahill, C., Campeny, C., Rodríguez, A. and Séiler, A. (2002). COST341. La fragmentación del habitat en relación con las infraestructuras de transporte en España, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid. http://www.mma.es/portal/secciones/biodiversidad/desarrollo_rural_paisaje/fragmentacion_rural/informe.htm
- Ruiz, M. (2001). 'The ecological and economical rationale for transhumance practices in Spain', in Examples of European agri-environment schemes and livestock systems and their influence on Spanish cultural landscapes. Alterra Rapport 309, eds. R.G.H. Bunce, M. Pérez-Solba, B.S. Elbersen, M.J. Prados, E. Andersen, M. Bell and P.J.A.M. Smeets, Wageningen, The Netherlands, pp. 97–100.
- Sánchez-Corriendo, J. (1997). '¿Bandidos lusitanos o pastores trashumantes? Apuntes para el estudio de la trashumancia en Hispania'. Hispania antiqua 21, 123–154
- Tennigkeit, T. and Wilkes, A. (2008). Carbon finance in Rangelands. An assessment of potential in communal rangelands. Working paper no. 68. World Agroforestry Centre, Beijing. <http://worldagroforestry.org/af1/downloads/publications/PDFs/WP15892.PDF>
- Untermann, J. (1961). Sprachräume und Sprachbewegungen im vorrömischen Hispanien. Otto Harrassowitz, Wiesbaden.
- Valladares, F., Balaguer, L., Martínez-Ferri, E., Pérez-Corona, E. and Manrique, E. (2002). 'Plasticity, instability and canalization: is the phenotypic variation in seedlings of sclerophyll oaks consistent with the environmental unpredictability of Mediterranean ecosystems?' New Phytologist 156, 457–467.
- Viguera Molins, M.J. (1997). 'Guerra y paz en la frontera nazarí desde las fuentes árabes', in Actas del Congreso la Frontera Oriental Nazarí como Sujeto Histórico (S.XIII–XVI), ed. P. Segura Artero, Instituto de Estudios Almerienses, Almería, pp. 79–90.
- Zohary, D., E. Tchernov and L. Kolska Horwitz. (1998). 'The role of unconscious selection in the domestication of sheep and goats', Journal of Zoology, London 245: 129–135.



Endozoocoria y LDD.

Tránsito por el sistema digestivo de ovejas y supervivencia de semillas de matorral mediterráneo

Publicado como:
Manzano, P.; Malo, J.E.; Peco, B. (2005)
Sheep gut passage and survival of Mediterranean shrub seeds.
Seed Science Research 15 (1), 21-28.
DOI: 10.1079/SSR2004192

Resumen

Aunque las semillas viables de arbustos mediterráneos productores de frutos no carnosos pueden encontrarse en estiércol de herbívoros, la importancia ecológica de este proceso aún no se ha comprendido bien. Se analizaron los porcentajes de recuperación de semillas, tiempo de defecación y germinación después del paso por el sistema digestivo de la oveja de oveja para las cinco especies de arbustos más comunes de una zona en el centro de España (*Retama sphaerocarpa*, *Cytisus scoparius*, *Halimium umbellatum* subsp. *viscosum*, *Cistus ladanifer* y *Lavandula stoechas* subsp. *pedunculata*). Cinco ovejas fueron alimentadas con semillas, y su estiércol se recogió regularmente durante la semana siguiente. Las semillas fueron recolectadas a mano a partir de submuestras de estiércol y se sometieron a una prueba de germinación. Las semillas defecadas se agruparon en el tiempo, con una mayoría recuperadas en el período de 24 a 40 h, aunque más de un 1% de las semillas fueron retenidas en el intestino durante más de 72 h. Los datos sugieren una posible relación entre el tamaño de la semilla y la recuperación, con las semillas medianas menos dañadas (16-23%) que las más grandes y las más pequeñas (10-12%), aunque sólo se estudiaron unas pocas especies. Los resultados de germinación mostraron un mayor porcentaje de germinación después del paso por el sistema digestivo para *H. umbellatum* (test χ^2 , $p < 0,05$) y una diferencia marginalmente significativa para *C. scoparius* ($p < 0,1$). *L. stoechas*, con semillas sin testa dura, no germinó tras el paso intestinal. Los resultados indican un rol potencial de la endozoocoria de herbívoros de cara a la dispersión a larga distancia de los arbustos de frutos no carnosos, y su potencial de colonización de sitios lejanos.

Abstract

Although viable seeds of Mediterranean dry-fruited shrubs are found in herbivore dung, the ecological importance of this process is still not well understood. We analysed seed retrieval percentages, defecation time and germinability after sheep gut passage for the five most common shrub species of an area in central Spain (*Retama sphaerocarpa*, *Cytisus scoparius*, *Halimium umbellatum* subsp. *viscosum*, *Cistus ladanifer* and *Lavandula stoechas* subsp. *pedunculata*). Five ewes were fed seeds, and their dung was collected regularly during the following week. Seeds were hand-sorted from dung subsamples and tested for germinability. The defecated seeds were clustered in time, with a majority retrieved in the 24-40 h period, although over 1% of the seeds were retained in the gut for more than 72 h. Data suggested a possible link between seed size and retrieval, with medium sized seeds less damaged (16-23 %) than larger and smaller seeds (10-12 %), although only a small number of species were studied. Germination results showed an increased percentage of germination after gut passage for *H. umbellatum* (χ^2 -test, $p < 0.05$) and a marginally significant difference for *C. scoparius* ($p < 0.1$). Soft-seeded *L. stoechas* did not germinate after gut passage. The results indicate a potential role of herbivore endozoochory for the long-distance dispersal of dry-fruited shrubs and their potential colonization of distant sites.

Introduction

Seed dispersal by animals has attracted scientific attention for a long time although research has mainly focused on the fate of fleshy fruits (Traveset and Verdú, 2002). The role of herbivores as endozoochorous dispersers of dry-fruited species has received less attention, but Janzen's (1984) proposal of the 'foliage as fruit' hypothesis has boosted research in the area. In short, this hypothesis states that foliage can act as an attraction and reward for herbivores, as much as fruit flesh for frugivores. Thus, plants could benefit from dispersal and pay back dispersers with photosynthetic tissue and a fraction of seeds that are digested by herbivores.

Dry-fruited shrub species with small seeds of many families in the Mediterranean (eg. Leguminosae, Cistaceae, Labiatae, Ericaceae) lack obvious means of long-distance dispersal, and endozoochory could play an important role for them (Malo and Suárez, 1998). Dispersal of some seeds away from the mother plant is a key element in the life cycle of pioneer dry-fruited shrubs, as they persist in landscapes through a combination of scrub resilience (survival after perturbations, often linked to wildfire) and the establishment of new populations at points where disturbances generate gaps (Keeley, 1991; DeSimone and Zedler, 2001). Available data suggest that abiotic dispersal does not explain the distances reached by new colonizers of open places, either by wind or by ballistic dispersal (Cain *et al.*, 1998; Sánchez and Peco, 2002; Malo, *in press*). Less-obvious mechanisms of long distance dispersal should therefore be responsible for the arrival of pioneer shrubs at locations where new populations are established. In fact, there is a general lack of data on 'long-distance seed dispersal', understood as the extreme 1% tail of the seed shadow, and the relevance of knowledge about long distance dispersal events has become evident when modelling vegetation changes linked to climate change (Cain *et al.*, 2000). Although endozoochory may generate large seed losses, this dispersal mechanism is capable of spanning the distances needed to account for rapid plant migration (Pakeman, 2001). In order to model seed shadows generated by animals, the transit time of seeds through the gut has to be investigated and particular attention has to be paid to the seed fraction retained in the gut for longer periods.

The importance of herbivore endozoochory has been highlighted (Campbell and Gibson, 2001; Pakeman, 2001) and several studies have shown the presence of dry-fruited shrub seeds in herbivore dung (e.g. Malo and Suárez, 1996; Sánchez and Peco 2002). However, very little is known about the fate of their seeds after passage through guts (Traveset and Verdú, 2002). The quantification of seed losses caused by chewing and digestion is essential in order to assess the potential benefits of this strategy. Seed mastication depends on size and hardness, and the potential role of digestive processes in breaking seed dormancy is still partially unknown. Pakeman *et al.* (2002) found that small, round weed seeds to survive better gut passage. Again, many studies link dormancy breaking in various hard-coated seeds to fire exposure or scarification (e.g. Thanos *et al.*, 1992; Delgado *et al.*, 2001; Pérez-Fernández and Rodríguez-Echeverría, 2003). However, increases in germinability have also been observed following herbivore digestion, and the utility of hard seed coats in plant reproduction can be multiple (Russi *et al.* 1992; Malo and Suárez 1996). Resistance of seeds to bovine digestion can depend on the proportion of hard- (physical dormant) and soft- (non-dormant) seeds, given that non-dormant seeds may initiate imbibition in the gut and be digested (Gardener *et al.*, 1993). Thus, hard-seededness may be an important feature for plant species to take advantage of herbivore dispersal.

The aims of this study were (1) to ascertain the temporal pattern of seed defecation by sheep, with special regard to the size of the final "tail", and (2) to quantify the percentage of seed survival of the most common dry-fruited shrub species in the study area. Seeds ranged largely in size among the studied species and there were representatives of both hard-coated (Cistaceae and Fabaceae) and soft-coated (Labiatae) families.

Materials and methods

Five characteristic shrub species of central Spain were chosen to represent a gradient in seed size (Table 1). Seeds were fed to five ewes from a herd of the Rubia de El Molar breed held at the Veterinary Faculty (Universidad Complutense de Madrid). The animals were fed with plant

Table 1. Species used in the study and main characteristics of their seeds.

Species	Seed size (mm)			Mass (mg)	Source
	length	width	height		
<i>Retama sphaerocarpa</i>	6.5	4.9	3.8	7.7	The present study
<i>Cytisus scoparius</i>	3.3	2.4	1.2	8.7	Azcárate 2003
<i>Halimium umbellatum</i> subsp. <i>viscosum</i>	1.6	1.3	1.3	1.4	Azcárate 2003
<i>Cistus ladanifer</i>	0.97	0.55	0.55	0.22	Pérez-Fernández et al., 2003
<i>Lavandula stoechas</i> ssp. <i>pedunculata</i>	1.8	1.1	0.8	0.9	Sánchez 2002

fodder and barley grain, and had free access to water and straw during the experiment. The herd did not graze in the open, since it is kept for teaching purposes in the faculty stables.

Seeds used in the experiment were of commercial origin from a forestry nursery in Madrid Province with the exception of *Halimium umbellatum*

Figure 1. Schematic diagram of the faeces collection bag and its attachment to the ewe.

which were collected from a wild population in Pedrezuela (Madrid). The seeds (3,750 of *Retama sphaerocarpa*, 25,000 of *Cistus ladanifer* and 10,000 of each of the other species) were mixed with barley grains, and offered as one large sample to the set of animals, which ate the mixture completely. The restless nature of the breed and the low-intensity management of the flock precluded the possibility of working with animals as independent replicates of the experiment. The faeces



Oveja Rubia de El Molar

were then collected in specially designed bags attached to the back of the animals (Fig. 1), keeping those of each animal separate. Faeces collection was carried out every 8 h during the first 64 h, and thereafter every 12 h until 172 h. The samples were air-dried immediately after collection to avoid seed fermentation and damage.

Air-dry dung was weighed and a 20 g subsample was removed from each dung sample for the seed content analysis. The 20 g subsamples were crumbled and sieved through a 500 µm net prior to seed sorting under a 10x magnifying glass. Only seeds with no apparent external damage were sorted and considered to be potentially viable (referred to 'retrieved seeds' hereafter). Following this process, the remainder was mixed with sterile soil, spread in 1 cm layers over 6 cm of vermiculite and subjected to greenhouse germination for 3 months to check for any remaining germinable seeds. No germination was detected.

The total number of seeds defecated by each ewe was estimated from the seed density values (seeds of each species/g) in each sample, multiplied

by the dry weight of the total faeces collected. The restless nature of the animals caused the loss of some attached bags during the experimental period, and seed densities had to be estimated for the lost samples. The seed defecation data (retrieved seeds) available for each animal and the temporal patterns of seed defecation shown by the rest of the individuals were used to make a conservative inference of the amount of lost seeds (13.4% of retrieved seeds). The resulting numbers (retrieved plus presumably lost seeds) are, hereafter described as 'extrapolated seeds' and the results are presented both in terms of retrieved and extrapolated seeds.

A sample of 100 seeds from each species (50 in the case of *R. sphaerocarpa*) extracted from dung and a parallel set of control samples were subjected to a germination test in a growth chamber. Conditions (12 h light, 'day' temperature 22.5 °C and 'night' temperature 11 °C) were similar to outdoor conditions in the area at the beginning of autumn. Seed germination was checked visually three times a week during a 75-d germination trial period. Due to the lack of germination amongst retrieved *Lavandula stoechas* seeds, samples were subjected to a final treatment with gibberellic acid (0.1%) and monitored for germination over an additional 14 d period. Gibberellic acid has been shown to be an effective stimulator of *Lavandula angustifolia* germination (Chavagnat, 1978).

Differences in germinability between experimental and control seeds were statistically evaluated by χ^2 -analyses. Due to the lack of normality in the data set, even after transformation, Mann-Whitney U-tests were used to test for differences in germination speed, measured as number of days taken for each seed to germinate since the beginning of the experiment. STATISTICA 5.0 for Windows (1998 Edition, StatSoft Inc., Tulsa, Oklahoma, USA) was used in all statistical analyses.

Results

A total of 1439 seeds was retrieved from the analysed dung samples, and the estimation of surviving seeds in 20-g samples (if none had been lost) extracted from dung raised this value to 1619.7 seeds (Table 2). The

estimated percentage of defecated seeds varied between species, ranging from 10-23 %. Seeds of intermediate sizes (*H. umbellatum*, *L. stoechas* and *Cytisus scoparius*) were retrieved in comparatively larger numbers (16-23 %) than those of the small-seeded *C. ladanifer* (10 %) and the large-seeded *R. sphaerocarpa* (12 %).

Table 2. Main results by species of seed retrieval from dung subsamples and estimations of the number and percentage (in brackets) of seeds defecated by the five ewes together. Extrapolated data include the amount of seeds presumably lost in samples that could not be analysed (see text for details).

	<i>R. sphaerocarpa</i>	<i>C. scoparius</i>	<i>H. umbellatum</i>	<i>C. ladanifer</i>	<i>L. stoechas</i>
Retrieved seeds	98	305	417	369	250
Extrapolated seeds	98	316	436	482	287
Defecated seeds	454 (12.1%)	1615 (16.2%)	2186 (21.9%)	1933 (7.7%)	1365 (13.7%)
Extrapolated defecated seeds	454 (12.1%)	1683 (16.8%)	2302 (23.0%)	2599 (10.4%)	1586 (15.9%)

Seeds were defecated clustered in time, with a clear peak between 24 and 40 h after feeding in all plant species (Fig. 2). In this time period, 73% of *R. sphaerocarpa* seeds, 65% of *C. scoparius*, 73% of *H. umbellatum*, 81% of *L. stoechas* and 76% of *C. ladanifer* were defecated. No seeds were retrieved from dung defecated in the first 8 h, but seeds were still detected (1.42 %) 76 h after feeding. *C. scoparius* seeds were found up to 160 h after feeding. In the seed germination trial, all species but *Lavandula stoechas* were germinable to some extent after passage through the sheep gut (Table 3). Germination was significantly improved in *H. umbellatum*. (χ^2 -test, $p < 0.05$) and marginally ($p < 0.1$) in *C. scoparius*. In *R. sphaerocarpa* and *C. ladanifer* no significant trend was found. No *L. stoechas* seeds retrieved from dung germinated although 63% of control seeds did germinate ($p < 0.001$). The final treatment with gibberellic acid was followed by some germination in all species except *C. ladanifer* and *L. stoechas*, but results remained essentially unchanged.

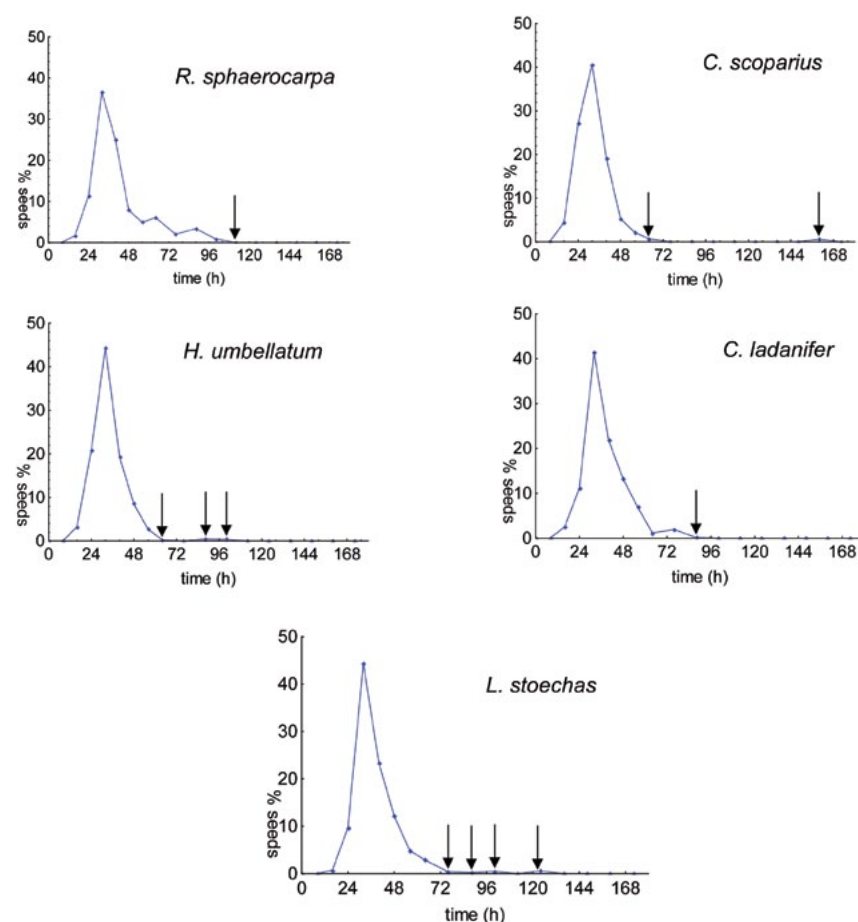


Figure 2: Temporal pattern of seed defecation after experimental seed feeding to sheep. Arrows point to the presence of seeds in dung samples with close-to-zero seed densities. continuous line: double the mean annual plant growth index.

No significant effect on germination speed was observed in any of the species studied (Fig. 3). The acceleration observed in *C. scoparius* by gut passage was marginally significant (median elapsed time until germination 40 versus 49 d, Mann-Whitney $U=653.5$, $p=0.077$). No clear trend was observed in *R. sphaerocarpa* (42 versus 33 d; $U=490.5$,

Table 3. Number of seeds germinated after 75 d in the growth chamber [22.58C day (12 h)/118C night] from control seeds and those extracted from dung. P-values are for the χ^2 -test, except for *C. ladanifer*, where Fisher exact test was used. Sample size for each species and treatment is $n = 100$ except for *R. sphaerocarpa* ($n = 50$). Total germinated seeds after an additional 14-d treatment with 0.1% gibberellic acid (GA) are also presented (89 days in total).

Species	Dung	Control	χ^2 -value	p-value	Dung-GA	Control-GA
<i>R. sphaerocarpa</i>	36	34	0.19	0.663	39	34
<i>C. scoparius</i>	50	37	3.44	0.064	53	40
<i>H. umbellatum</i>	13	5	3.91	0.048	15	8
<i>C. ladanifer</i>	6	2	-	0.297*	6	2
<i>L. stoechas</i>	0	63	91.97	0.000	0	63

* Fisher exact test, two-tailed

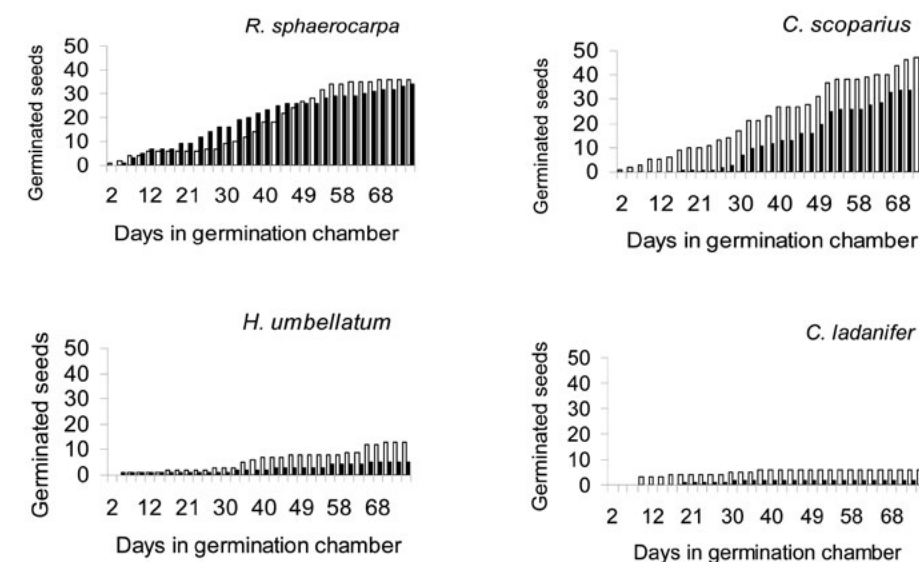


Figure 3: Cumulative temporal pattern of germination of defecated and control seeds in growth chamber [22.58C day (12 h)/118C night]. Light bars: defecated seeds, dark bars: control seeds.

$p=0.153$), *H. umbellatum* (40 versus 42 d; $U=28.5$, $p=0.693$) or *C. ladanifer* (12.5 versus 24.5 d; $U=0.0$, $p=1.000$). The median time taken by control *L. stoechas* seeds to germinate was 19 d.

Discussion

Seeds from several Mediterranean shrub species survived sheep ingestion and gut passage by sheep and could potentially be dispersed by free-ranging livestock. The observed gut passage times and survival percentages allow for long-distance seed dispersal. This dispersal capacity could help pioneer species to colonize distant locations.

The effects of seed size and hard-seededness are not clearly reflected in the final recovery of seeds. The low number of species used precludes the possibility of having any definite conclusion. A substantial portion of all five species of seeds passed through the gut with no apparent external damage. Contrary to expectations (Gardener *et al.* 1993), no trend towards a higher recovery of hard-coated seeds was observed in comparison with the soft-coated *L. stoechas*. A slight tendency towards medium size as optimal for survival could be inferred from our data, but any conclusion with such a low species number would be hazardous. The species with the smallest seeds, *C. ladanifer*, showed the lowest retrieval, which suggests that such high losses could be attributed to digestion rather than mastication. The higher surface-to-mass ratio of small seeds limits their coat thickness leading to a stronger effect of digestive fluids, which could explain the difference in retrieval (10% versus 23%) compared to the Cistaceae species with mid-sized seeds (*H. umbellatum*). In contrast, the large-seeded *R. sphaerocarpa* showed a lower recovery percentage than its Leguminosae counterpart (*C. scoparius*). Mastication seems to be important for *R. sphaerocarpa* as it was directly observed during the feeding experiment and fragments of broken seeds were often found in dung samples. Data in the literature are contradictory on this point, as some studies (Staniforth and Cavers, 1977; Russi *et al.* 1992; Pakeman *et al.* 2002) have found a negative relationship between size and recovery while Castro and Robles (2003) retrieved higher percentages of larger-sized seeds. These authors also found higher percentages of seed recovery (mostly between 35 and

45%) among Cistaceae species than our tests (Castro and Robles, 2003).

Digestion may have a comparable effect to seed scarification of hard-seeded species, although our data only partially support the idea. Growth chamber data indicate an increase in germination percentages for *H. umbellatum* and a clear trend towards germination enhancement in *C. scoparius*. In both species, germination of control seeds was similar to that found in the literature (Tárrega *et al.*, 1992; Bossard, 1993; Herranz *et al.*, 1999; Valbuena *et al.*, 2002). In *R. sphaerocarpa* and *C. ladanifer* no increase in germination was detected, and they showed unusual germination patterns in control sets. For *R. sphaerocarpa*, germination percentages for untreated seeds reported in literature are 4-5% (Catalán, 1991; Pérez-Fernández and Rodríguez-Echeverría, 2003), however we found more than 70% germination in both sample types. References for *C. ladanifer* germinability show highly variable data, in a range (8-77 %) that is higher than the 2% in our case (Pérez-García, 1997; Delgado *et al.*, 2001; Pérez-Fernández *et al.*, 2003). Genetic differences amongst populations of the species seem to lead to highly variable dormancy patterns (Pérez-García, 1997). In our case, the low number of germinated seeds precluded the identification of patterns in *C. ladanifer*, while an increased germination percentage has been observed in seeds taken from red deer dung (Malo and Suárez, 1996).

The results for *L. stoechas* are not clear, considering the data available in the literature. The lack of physical dormancy in Labiatae could be blamed for the death of all seeds fed to the animals (Gardener *et al.*, 1993; Baskin and Baskin, 2001). Thus, retrieved seeds with a good external appearance might have damaged embryos, as shown by the absence of response to gibberellic acid. However, it is known that *L. stoechas* seeds do germinate from sheep dung collected in shrublands of central Spain (Sánchez and Peco, 2002). In fact, subsequent re-assessment of collected material (Manzano and Sánchez, unpublished data) show that the germination percentage of *L. stoechas* seeds present in sheep dung in the previous experiment was close to 20%. Therefore, the question of survival of soft-seeded species such as *L. stoechas* to gut passage remains open, although

variability in germination of the species among populations could be also responsible for contradictory results (Chavagnat, 1978; Maher *et al.*, 2000; Pérez-García *et al.*, 2003).

No effect of ingestion was observed on the germination speed of retrieved seeds, but implications of changes in this feature would be difficult to interpret in terms of plant fitness. The acceleration of germination has advantages as well as disadvantages for seeds, and the net effect is completely species- and site-specific (Traveset and Verdú, 2002). Therefore, an absence of neat evolutionary pressure in any direction and the fact that we really do not fully understand the detailed evolutionary scenario faced by seeds precludes any further consideration of the subject (Janzen, 1983).

The temporal distribution of seed defecation facilitates increased dispersal distances for all seeds, and extremely long distances for the final tail. Clustered seed defecation patterns, with a long final tail, have been observed for sheep by Wallander *et al.* (1995), and could be interesting for pioneer species that lack specialized dispersal syndromes. Seeds of the studied species are typically dispersed by wind or fruit dehiscence over distances ranging from less than 1 m in *L. stoechas* (Sánchez and Peco, 2002) to 1-8 m recorded for *C. scoparius* (Malo, 2004). Thus, minimum predictable dispersal distances by sheep may be tens to hundreds of times larger than those provided by abiotic dispersal mechanisms. Moreover, the tail of the dispersal curves generated by sheep can be rather long, as seeds of all species, with the exception of *R. sphaerocarpa*, were defecated after 72 h. *R. sphaerocarpa* seeds are probably retained in the gut for such long periods as well, but the smaller sample size used in our study, in comparison with the other species, may be responsible for this result. The dispersal distance attained by seeds passed through gut probably depends on the management of the sheep, but it can be extremely great. For historical transhumance flocks in Spain (Klein, 1981), the data presented here show a potential mean seed dispersal distance of c. 40 km, as sheep moved about 25-30 km a day, and the dispersal peak found in our study was around 32 h (Fig. 2). The 1.4% of the seeds that we retrieved after 76 h suggests potential long-distance dispersal exceeding at least 80

km. Although autumn transhumance takes place when most dry-fruited shrubs have passed their fruiting peak, some retain part of their seed crop on the plant (eg. *R. sphaerocarpa*, *L. stoechas*), thus being available for moving livestock. Although the cost of gut passage for dry-fruited species is undoubtedly high (Traveset and Verdú 2002), ingestion can be advantageous for plant establishment, due to the potential benefits of long-distance dispersal. In fact, colonization at landscape scales, and geographical-scale changes in vegetation, such as the Holocene migration of plants, can only be understood in terms of dispersal distances such as those potentially provided by migrant herbivores, such as reindeer (Rivals *et al.*, 2004), or other rare events (Bullock and Clarke, 2000; Cain *et al.*, 2000).

The transit time of seeds in herbivore guts and their survival in non-anecdotal numbers highlight the potential role played by endozoochory for dry-fruited shrub species in the Mediterranean area (Pakeman, 2001). Extensive grazing of shrublands by free ranging herds is a common practice in the area, and seeds of several species have been found in herbivore dung. Although the role of herbivory in shrub colonization and maintenance is far from well understood, and negative effects of grazing on seedlings are common (Bellingham and Coomes, 2003), gut passage provides dry-fruited species with extensive seed shadows and this may allow for the rapid spread of their populations.

Acknowledgements

The authors would like to thank Jaime Thos at the Veterinary Faculty of the UCM and all the people who helped in the field and laboratory work. A.M. Moigne provided valuable references, and comments from two anonymous referees improved the manuscript. This study was funded by the Spanish Ministry of Science and Technology (CICYT projects AMB 99-0382 and REN 2003-01562). P. Manzano has a postgraduate grant from the Spanish Ministry of Education, Culture and Sports.

References

- Azcárate, F.M. (2003) Hormigas granívoras en pastizales y matorrales mediterráneos: interacciones y efectos sobre la vegetación. Ph.D Thesis, Universidad Autónoma de Madrid.
- Baskin, C.C. and Baskin, J.M. (2001) *Seeds. Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. San Diego, USA, Academic Press.
- Bellingham, P.J. and Coomes, D.A. (2003) Grazing and community structure as determinants of invasion success by Scotch broom in a New Zealand montane shrubland. *Diversity and Distributions* 9, 19-28.
- Bossard, C.C. (1993) Seed germination in the exotic shrub *Cytisus scoparius* (Scotch broom) in California. *Madroño* 40, 47-61.
- Bullock, J.M. and Clarke, R.T. (2000) Long distance dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve. *Oecologia* 124, 506-521.
- Cain, M.L., Damman, H. and Muir, A. (1998) Seed dispersal and the Holocene migration of woodland herbs. *Ecological Monographs* 68, 325-347.
- Cain, M.L., Milligan, B.G. and Strand, A.E. (2000) Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany* 87, 1217-1227.
- Campbell, J.E. and Gibson, D.J. (2001) The effect of seeds of exotic species transported via horse dung on vegetation along trail corridors. *Plant Ecology* 157, 23-35.
- Castro, J. and Robles, A.B. (2003) Dispersión endozoócora por ganado ovino de las semillas de seis especies de cistáceas. pp 645-650 in Robles, A.B.; Ramos, M.E.; Morales, M.C.; de Simón, E.; González-Rebollar, J.L.; Boza, J. (Eds) *Pastos, desarrollo y conservación*. Sevilla, Spain, Junta de Andalucía.
- Catalán, G. (1991) *Semillas de árboles y arbustos forestales*. Madrid, Spain, ICONA.
- Chavagnat, A. (1978) Étude de la germination des semences de *Lavandula angustifolia* au laboratoire. *Seed Science and Technology* 6, 775-784.
- Delgado, J.A.; Serrano, J.M.; López, F., and Acosta, F.J. (2001) Heat shock, mass-dependent germination, and seed yield as related components of fitness in *Cistus ladanifer*. *Environmental and Experimental Botany* 46, 11-20.
- DeSimone, S.A. and Zedler, P.H. (2001) Do shrub colonizers of Southern Californian grassland fit generalities for other woody colonizers? *Ecological Applications* 11, 1101-1111.
- Gardener, C.J., McIvor, J.G. and Jansen, A. (1993) Survival of seeds of tropical grassland species subjected to bovine digestion. *Journal of Applied Ecology* 30, 75-85.
- Herranz, J.M., Ferrandis, P. and Martínez-Sánchez, J.J. (1999) Influence of heat on seed germination of nine woody *Cistaceae* species. *International Journal of Wildland Fire* 9, 173-182.
- Janzen, D.H. (1993) The dispersal of seeds by vertebrate guts. pp 232 – 262 in Futuyma, D.J.; Slatkin, M. (Eds) *Coevolution*. Sunderland, Massachusetts, USA, Sinauer Associates.
- Janzen, D.H. (1984) Dispersal of small seeds by big herbivores: foliage is the fruit. *American Naturalist* 123, 338-353.
- Keeley, J.E. (1991) Seed germination and life history syndromes in the California Chaparral. *Botanical Review* 57, 81-116.
- Klein, J. (1981) *La Mesta*. (2nd edition) Madrid, Spain, Alianza Editorial.
- Maher, J.; Gerasopoulos, D. and Maloupa, E. (2000) Temperature and light effects on germination of *Lavandula stoechas* seeds. *Acta Horticulturae* 541, 261-264.
- Malo, J.E. (2004) Potential ballistic dispersal of *Cytisus scoparius* (Fabaceae) seeds. *Australian Journal of Botany* 52, 653-658.
- Malo, J.E. and Suárez, F. (1996) *Cistus ladanifer* recruitment - Not only fire, but also deer. *Acta Oecologica* 17, 55-60.
- Pakeman, R.J. (2001) Plant migration rates and seed dispersal mechanisms. *Journal of Biogeography* 28, 795-800.
- Pakeman, R.J., Digneffe, G. & Small, J.L. (2002). Ecological correlates of endozoochory by herbivores. *Functional Ecology*, 16, 296-304.
- Pérez-Fernández, M. A. and Rodríguez-Echeverría, S. (2003) Effect of smoke, charred wood, and nitrogenous compounds on seed germination of ten species from woodland in Central-Western Spain. *Journal of Chemical Ecology* 29, 237-251.
- Pérez-Fernández, M.A., Rodríguez-Echeverría, S., Calvo-Magro, E. and David-Antonio, C. (2003) Germinations of selected perennial plant species from western Spain under nitrogen, light and wet and dry heat treatments. *Journal of Mediterranean Ecology* 4, 23-33.
- Pérez-García, F. (1997) Germination of *Cistus ladanifer* seeds in relation to parent material. *Plant Ecology* 133, 57-62.

- Pérez-García, F., Hornero, J. and González-Benito, M.E. (2003) Interpopulation variation in seed germination of five Mediterranean *Labiatae* shrubby species. *Israel Journal of Plant Sciences* 51, 117-124.
- Rivals, F., Kacimi, S., and Moutoussamy, J. (2004) Artiodactyls, favourite game of prehistoric hunters at the Caune de l'Arago Cave (Tautavel, France). Opportunistic or selective hunting strategies? *European Journal of Wildlife Research* 50, 25-32.
- Russi, L., Cocks, P.S. and Roberts, E.H. (1992) The fate of legume seeds eaten by sheep from a Mediterranean grassland. *Journal of Applied Ecology* 29, 772-778.
- Sánchez, A.M. (2002) Colonización y regeneración de *Lavandula stoechas* subsp. *pedunculata* en un paisaje agrario abandonado de la Sierra de Guadarrama. Ph.D Thesis, Universidad Autónoma de Madrid.
- Sánchez, A.M. and Peco, B. (2002) Dispersal mechanisms in *Lavandula stoechas* subsp. *pedunculata*: autochory and endozoochory by sheep. *Seed Science Research* 12, 101-111.
- Staniforth, R.J. and Cavers, P.B. (1977) The importance of cottontail rabbits in the dispersal of *Polygonum* spp. *Journal of Applied Ecology* 14, 261-267.
- Tárrega, R., Calvo, L. and Traubad, L. (1992) Effect of high-temperatures on seed-germination of two woody *Leguminosae*. *Vegetatio* 102, 139-147.
- Thanos, C.A.; Georgiou, K.; Kadis, C. and Pantazi, C. (1992) *Cistaceae*: a plant family with hard seeds. *Israel Journal of Botany* 41, 251-263.
- Traveset, A. and Verdú, M. (2002) A meta-analysis of the effect of gut treatment on seed germination. pp 339 – 350 in Levey, D.J.; Silva, W.R.; Galetti, M. (Eds) *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. Wallingford, UK, CABI Publishing.
- Valbuena, L., Luis-Calabuig, E. and Tárrega, R. (2002) Relationship between thermal shock and germination in five Mediterranean shrubs. pp. 93-98. in Traubad, L.; Prodon, R. (Eds) *Fire and Biological Processes*. Leiden, The Netherlands, Backhuys.
- Wallander R.T., Olson B.E. and Lacey J.R. (1995) Spotted knapweed seed viability after passing through sheep and mule deer. *Journal of Range Management* 48, 145-149.



Epizootic and LDD.

*Dispersión a distancias extremadamente largas
por adhesión a ovejas trashumantes*

Publicado como:
Manzano, P.; Malo, J.E. (2006).
Extreme long distance dispersal by adhesion on transhumant sheep.
Frontiers in Ecology and the Environment 4 (5), 244-248.
DOI: 10.1890/1540-9295(2006)004[0244:ELSDVS]2.0.CO;2

Resumen

Las distancias de dispersión de semillas extremadamente larga se han descrito sólo para procesos como deriva a través de océanos o tornados poco frecuentes. Sin embargo, se encontró que una gran cantidad de semillas con morfologías variadas (*Trifolium angustifolium*, *Daucus carota*, *Hordeum murinum* y *Plantago lagopus*) pueden dispersarse a distancias equivalentes mucho más a menudo, a través del transporte sobre ungulados migrantes. Se determinó experimentalmente que las semillas adheridas a la lana de ovejas tradicionales nómadas ("trashumantes") se transportan a distancias de hasta varios cientos de kilómetros en un número considerable (entre el 5 y el 47% de las semillas iniciales). Dada la importancia actual e histórica de los rebaños migratorios (silvestres y domésticos) en diferentes continentes, los resultados de este estudio apoyan la inclusión de la migración de ungulados entre las fuerzas responsables de eventos de la migración de plantas rápida (después de las glaciaciones, durante eventos de naturalización de alóctonas, o en un futuro escenario de cambio global). Por otra parte, los resultados indican una consecuencia ecológica inexplorada del abandono del nomadismo.

Summary

Extremely long seed dispersal distances have been described only for processes such as ocean drift and infrequent tornados. However, we found that a large amount of seeds with varied morphologies (*Trifolium angustifolium*, *Daucus carota*, *Hordeum murinum* and *Plantago lagopus*) can be dispersed equivalent distances much more frequently through transport on migrating ungulates. We determined experimentally that seeds attached to the fleece of traditional nomadic ("transhumant") sheep, are transported distances of up to several hundred kilometers in substantial numbers (ranging from 5 to 47% of the initial seeds). Given the present and historical importance of migrating herds (wild and domestic) on different continents, the results of this study support the inclusion of migrating ungulates among forces responsible for events of rapid plant migration (after glaciations, invasion events, or in a future global change scenario). Moreover, our results outline an unexplored ecological consequence of abandoning nomadism.

Introduction

Biogeographers have long considered observations of organisms outside of their normal distribution range as important events that illustrate where the tails of their dispersal curves might lie and what the species migration potential might be. Long distance dispersal (LDD), understood as events that disperse seeds or propagules over distances several orders of magnitude greater than median distances (Higgins *et al.* 2003a), is a major topic in plant dispersal biology, affecting biogeography (Cain *et al.* 1998) as well as conservation ecology issues (Soons and Ozinga 2005). However, its study has been severely constrained by the low proportion of seeds involved in long-distance events and thus by the difficulty of gathering data (Higgins *et al.* 2003a). The discrepancy of several orders of magnitude between observed migration rates of plants in the fossil record (100-1000 m/yr) and the dispersal capacity actually measured by experimental studies (up to 10 m/yr), called Reid's paradox, has been an issue in seed dispersal ecology since the end of the 19th century (Clark *et al.* 1998). Exceptional abiotic dispersal factors such as tornados are extremely infrequent and unpredictable, so they do not provide a plausible explanation. Recently, modelling approaches focused on wind dispersal (Nathan *et al.* 2002) and dispersal in feces (Pakeman 2001) have dealt with this issue, but their ability to produce sufficiently high dispersal rates to explain rapid migrations observed in the paleorecord is limited to some plant species under special circumstances (Higgins *et al.* 2003b). Only some wind dispersal models and limited experimental data for tropical bird-dispersed trees provide dispersal distance data per year consistent with the palaeorecord (Higgins *et al.* 2003a), and only by a small margin. The palaeomigration rates for herbaceous plants remain unexplained (Cain *et al.* 1998) and their predicted migration rates are lower than those for trees (Higgins *et al.* 2003a).

Seed dispersal by adhesion, or epizoochory, is an old topic in biology (Ridley 1930) but few systematic data have been gathered until recently, mainly because of the methodological complexity of studying such phenomena (Sorensen 1986). Even fewer studies have examined the efficacy of epizoochory over great distances. However, research on

epizooticoria by sheep (Fischer *et al.* 1996) has recorded events of potential importance in terms of retention time and dispersal distance. Studies have also shown the potential of other animals to disperse seeds by epizooticoria (Couvreur *et al.* 2004), even facilitating the spread of non-native species (Sorensen 1986, Constible *et al.* 2005). Perhaps its most striking characteristic is the diversity of species capable of being dispersed by epizooticoria (Fischer *et al.* 1996), among which herbs are especially notable (Sorensen 1986).

Transhumance involves seasonal drives of animals for hundreds of kilometers in search of productive pastures. It is an ancient method of livestock management in Spain (Ruiz and Ruiz 1986) and other countries (Fischer *et al.* 1996), and has been progressively abandoned as economic development proceeded. The similarities of transhumance with migratory movements of wild animal herds (Fryxell and Sinclair 1988) provide an opportunity to evaluate the LDD potential of herbivores in general. In this study we used one of the last transhumant sheep flocks in Spain to determine actual seed retention times and dispersal potential.

Methods

The route of the merino flock (the breed traditionally used in Spanish transhumance), a herd of about 1,500 animals, went through traditional cattle paths ("cañadas reales") ranging from the Cantabric Mountains through Spain's northern plateau, Madrid and the Tajo valley, finally ending in Extremadura (SW Spain) (Figure 1a). The livestock movement occurred over one and a half months and provided a unique linear dispersal vector over extremely large distances. Seeds, including their dispersal structures, of four herb species common of Central Spain (*Trifolium angustifolium*, *Daucus carota*, *Hordeum murinum* and *Plantago lagopus*) were collected in the field in September 2003, at the time the sheep flock began the move toward winter pastures. The propagules were then color-marked with previously tested water-based lacquer (Fischer *et al.* 1996) (Figure 1b) and placed in three different positions (front, center and back) on the fleece of each of five wethers while they

were on the way, near the municipality of Coca (Segovia) (Figure 1a). In each position, 40 propagules of *T. angustifolium*, 50 of *D. carota*, 12 of *H. murinum* and 40 of *P. lagopus* were placed by hand. Wethers are castrated males used for flock guidance, and they were chosen for the experiment due to their easier handling and similar behavior to ewes. In fact, they walk within the flock most of the time.

On November 8th, 2003, seeds were spread over one hand that was afterwards gently pushed over the fleece for a few seconds simulating pressure as if the animal had lain on the ground. A sample of wool from every animal was taken to measure its curling by dividing the length of the hair in stretched position by that in loose position. Then we followed the flock from Coca (Segovia, 41° 13' N and 4° 32' W) to Torrejón el Rubio (Cáceres, 39° 46' N and 6° 00' W), a total distance of about 400 km and a



Figure 1: 1. Phases of the experiment. (a), Route followed by merino sheep flock before (green) and after (red) application of seeds to fleece of focal animals; (b), marked seeds in the lab; (c), marked seeds on fleece; (d), flock used in the experiment crossing Madrid city center.

28-day journey (Figure 1a).

Visual counts of the propagules were then made when the flock was resting in order not to disturb the animals. The adherence of each plant species was measured as the percentage of propagules remaining on the fleece 2.5 h after placement. Differences among species were assessed using a nested analysis of variance (ANOVA) controlling for the effects of wether and position of propagules (see below). Significance level was set at $p = 0.05$.

To determine the persistence of the propagules on the fleece, eight further counts were then made on November 10th, 11th, 12th, 14th, 16th, 19th, 26th and December 3rd as the flock moved along the way to check for remaining seeds (Figure 1c). Persistence was measured as the proportion of seeds counted in the initial count (2.5 h) that remained attached to the fleece. A significant number of propagules were still present at the end of the route, so three more counts were carried out on December 17th, January 7th and February 17th before the animals were sheared on May 2nd, 2004.

An algebraically tailed dispersal curve (Portnoy and Willson 1993) was fitted to the resulting data set for every case (4 plant species \times 5 individual sheep \times 3 positions on each sheep = 60 in total). The fitted model was

$$n = 100 (t + 1)^a \quad (\text{eq. 1})$$

where n is the percentage of initially attached propagules present, t is the time, expressed in hours, elapsed since propagule adhesion and a is the parameter estimated. In order to get robust observed least squares estimates, data were log-transformed to adjust the linearized function:

$$\ln(n) = \ln(100) + a \ln(t + 1) \quad (\text{eq. 2})$$

The estimate a was used as a descriptor of each of the 60 persistence data sets, and introduced as dependent variable in an ANOVA test performed

with the factors species, wether and position (nested within wether) as independent variables. Cubic root transformation of a was performed to achieve normality. Significance level was set at $p = 0.05$. One out of 60 regressions was not significant ($p = 0.1625$) and was thus dropped from further analyses. The other 59 regressions were highly significant (mean p -value 0.00013; $sd = 0.00049$, all cases $p < 0.003$) and explained 65% of the variance (mean $r^2 = 0.648$; average data can be found in Table 1 in Supplementary Information). Afterwards, the correlation between mean propagule persistence in wethers and wool curling was tested.

To describe the seed deposition along time (seed rain, sr) inferred from the mean values of the above model, we used the negative of the derivative of eq. 1, i.e.

$$sr = - (100 a (t + 1)^{a-1}) \quad (\text{eq. 3})$$

whose linearized form for representation purposes is

$$\ln(sr) = \ln(100) + \ln(-a) + (a-1) \ln(t + 1) \quad (\text{eq. 4})$$

Results and Discussion

The mean adherence potential of propagules after 2.5 hours significantly differed among plant species ($F_{3,42} = 8.49$; $p < 0.001$), with *Trifolium angustifolium* showing the greatest attachment potential (mean 51.50%; $sd = 4.48$). The adherence values for the three other species (*Daucus carota* 33.73%; $sd = 4.66$; *Hordeum murinum* 29.44%; $sd = 4.22$; *Plantago lagopus* 32.00%; $sd = 6.33$) were similar, even though their propagules have very distinct morphologies. In fact *P. lagopus* capsules disperse using sparsely hairy corolla-lobes, a structure that contrasts with the hook- or spine-bearing appendages considered typical for epizooticoria (Weiher *et al.* 1999). Several studies have noted that seeds lacking obvious adaptations for adhesion can nonetheless become attached to animal furs (Fischer *et al.* 1996, Couvreur *et al.* 2004).

The selected model proved to be a good descriptor of the persistence

curve (Table 1) and persistence is easily described by a linear equation after log-transformation of variables. The high goodness-of-fit contrasts with the usual difficulties of finding appropriate statistical models for fitting dispersal data (Cain *et al.* 2000), and offers a useful approach to quantifying attachment potential of plant propagules.

Seeds on sheep fleece show extremely high persistence, with a total of 46.9% *T. angustifolium*, 12.3% *D. carota*, 9.6% *H. murinum* and 4.9% of

Table 1. Average variance (r^2) explained by parameter a of the models fitted to propagule persistence on fleece data. Valid n include only regressions with p-value <0.05 (all cases but one) which are used for further analysis (see Methods).

	Variance explained by model parameters			
	Mean	s.d.	Range	Valid n
<i>T. angustifolium</i>	0.720	0.208	0.257 - 0.956	15
<i>D. carota</i>	0.667	0.159	0.364 - 0.919	15
<i>H. murinum</i>	0.483	0.209	0.216 - 0.776	14
<i>P. lagopus</i>	0.712	0.186	0.213 - 0.923	15

P. lagopus propagules persisting on the fleece after the 28-day, 400-km journey (Figure 2a, Figure 3). Moreover, persistence of seeds in the fleece at the time of shearing (4000 h after seed placement) was still 38.1%, 6.93%, 5.06% and 2.15% respectively. For each of the studied species, these data are the largest dispersal distances ever recorded. They exceed the highest dispersal distances yet measured for other animals by at least two orders of magnitude (4 km vs. 400 km, Higgins *et al.* 2003a) and provide enough distance to solve Reid's paradox on Holocene migration of herbs (Cain *et al.* 1998, Clark *et al.* 1998, Pakeman 2001, Higgins *et al.* 2003b). The size of the final tail of the distribution is so large (Figure 2a, Figure 3) that, by some definitions, it could not be described as LDD, as this concept is sometimes identified as the final 1% of the distribution spectrum (Cain *et al.* 2000).

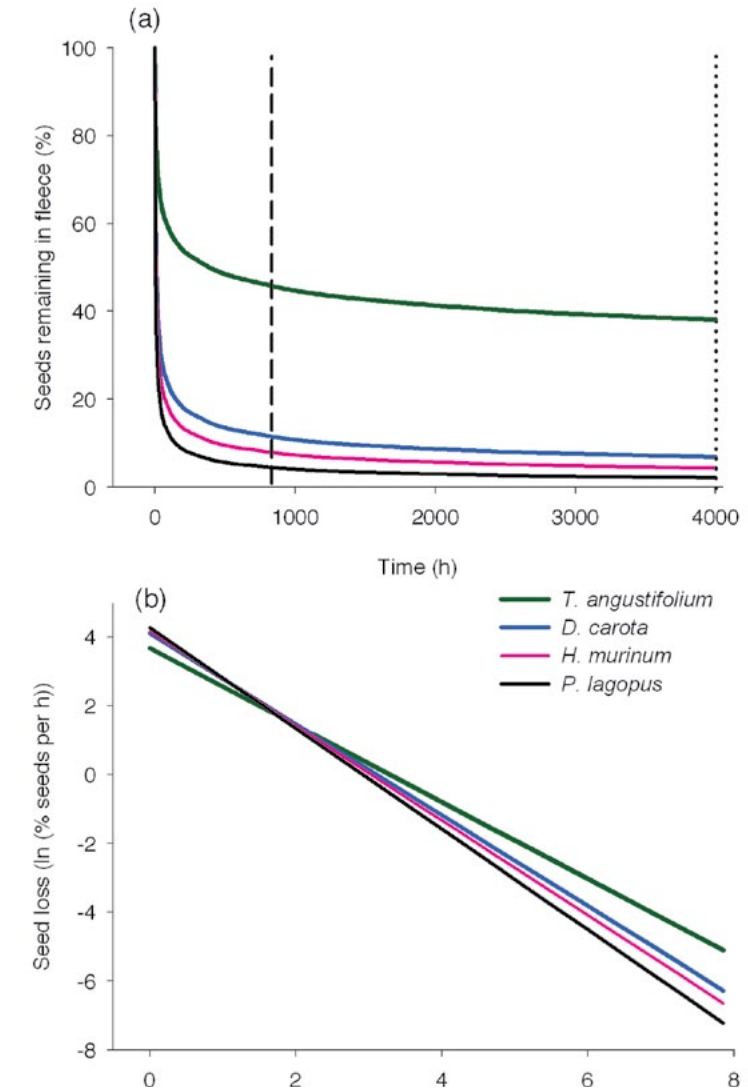


Figure 2: Temporal pattern of seed defecation after experimental seed feeding to sheep. Arrows point to the presence of seeds in dung samples with close-to-zero seed densities. continuous line: double the mean annual plant growth index.

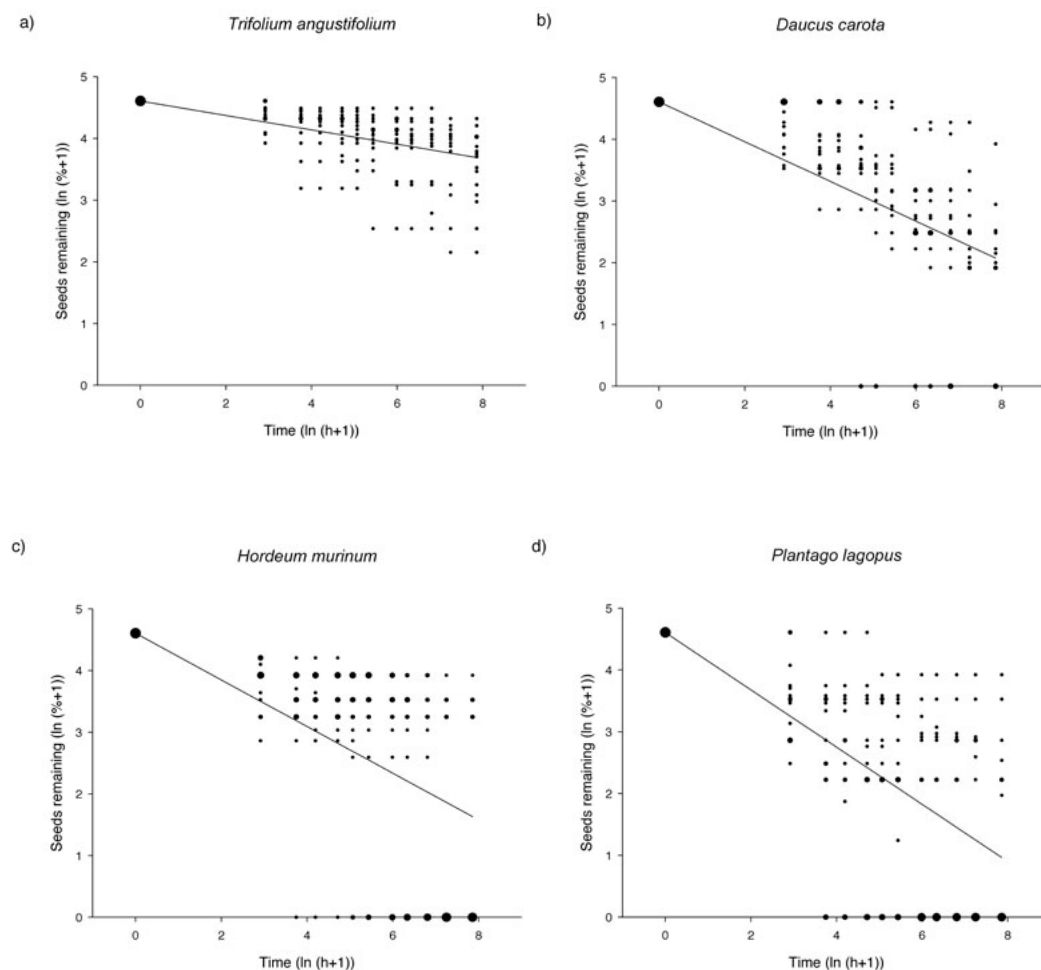


Figure 3: Regression data and regression plots. Bubble area represents the frequency of cases observed. Resulting regression plots for the mean a parameter values of equation 2 (see Materials) are also displayed

Seeds on sheep fleece show extremely high persistence, with a total of 46.9% *T. angustifolium*, 12.3% *D. carota*, 9.6% *H. murinum* and 4.9% of *P. lagopus* propagules persisting on the fleece after the 28-day, 400-km journey (Figure 2a, Figure 3). Moreover, persistence of seeds in the fleece at the time of shearing (4000 h after seed placement) was still 38.1%, 6.93%, 5.06% and 2.15% respectively. For each of the studied species, these data are the largest dispersal distances ever recorded. They exceed the highest dispersal distances yet measured for other animals by at least two orders of magnitude (4 km vs. 400 km, Higgins *et al.* 2003a) and provide enough distance to solve Reid's paradox on Holocene migration of herbs (Cain *et al.* 1998, Clark *et al.* 1998, Pakeman 2001, Higgins *et al.* 2003b). The size of the final tail of the distribution is so large (Figure 2a, Figure 3) that, by some definitions, it could not be described as LDD, as this concept is sometimes identified as the final 1% of the distribution spectrum (Cain *et al.* 2000).

Epizooticoria differs from other mechanisms of animal-mediated dispersal, such as endozooticoria (dispersal by ingestion and later defecation), in the fact that the resulting seed deposition is not clumped in space and time, but smoothly distributed (Sorensen 1986). Seed detachment from fleece over the entire dispersal period can be mathematically described as a seed rain function (Figure 2b). Its decay is slower for more persistent propagules and therefore seed dispersal continues for a longer time (and potentially greater distance) among species with efficient attachment structures, so that they are able to achieve a more efficient dispersal. Dispersal efficiency of epizooticoria also has the advantage relative to endozooticoria that attached seeds are not subjected to losses via digestion or secondary seed predation in feces.

Even within sheep of the same breed, we found a significant effect of the factor "wether" on seed retention time (Table 2). Mean persistence seems to be related to the hair curling (Pearson $r = 0.733$; $df = 4$; $p = 0.158$) but no significant result was obtained, probably because of the low number of wethers used in the study. A similar relation has been observed among furs of several mammal species in the laboratory (Couvreur *et al.* 2004), where the larger range of hair types makes a strong contrast possible.

Table 2. Effects of plant species, wether and placement position on propagule persistence measured through the parameter a . Statistically significant values in the ANOVA test at $p = 0.05$ are shown in bold.

Effect	SS	Df	MS	F	p
Wether	0.162	4	0.040	3.113	0.025
Species	0.653	3	0.218	16.727	<0.001
Position [Wether]	2.552	10	0.026	1.962	0.063
Error	0.546	42	0.013	-	-

Persistence in fleece varied significantly among plant species (Table 2) but *T. angustifolium* was the only species to show a significantly higher persistence potential than the others (HSD test: $p < 0.001$ in all comparisons). Nevertheless a significant retention was found even for propagules not having specialized morphology. The fact that nearly 5% of *P. lagopus* fruits reached the winter pastures 400 km distant and one month after propagule attachment (2% persisted for 6 months in fleece) has important implications.

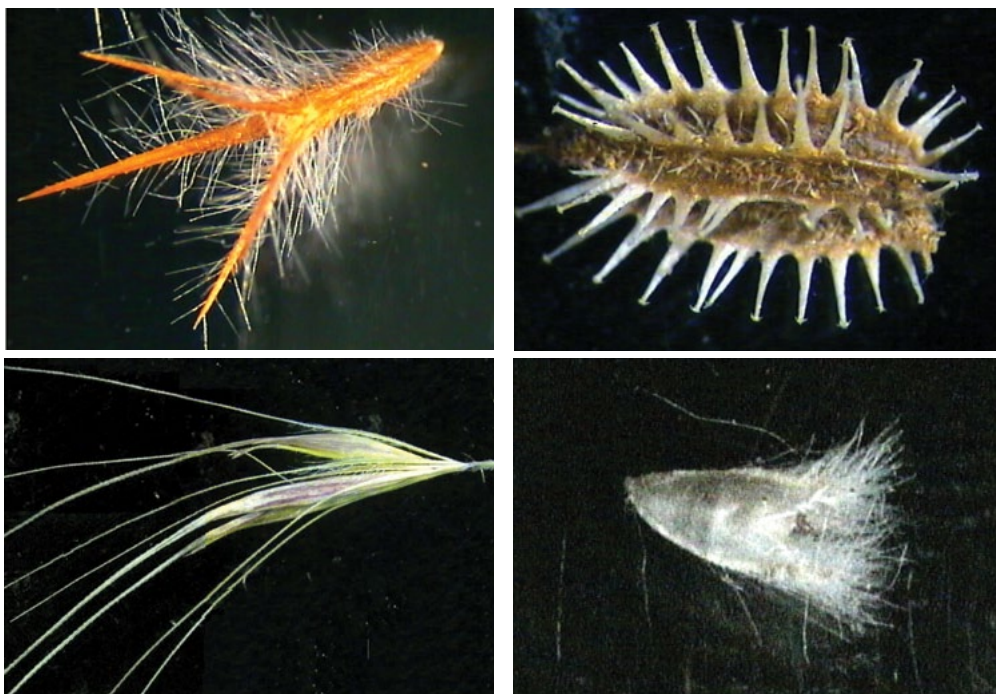
Propagules that are effectively dispersed despite lacking obvious adhesion adaptations seem to be quite common (Ridley 1930, Fischer *et al.* 1996), meaning that epizooticoria linked to migratory species can be an important LDD vector for seeds/fruits of diverse morphologies. In fact, experimental approaches have shown that propagules of many species can attach and remain within the sheep fleece or the straight fur of wild and domestic species for the equivalent of several hours under natural conditions (Couvreur *et al.* 2004, Römermann *et al.* 2005). Such retention times correspond to dispersal distances of several kilometers if animals are moving in a constant direction. Morphology did however play a role in the attachment and retention of the seeds studied, and the propagules with the most efficient adhesive mechanism (*T. angustifolium*) showed the largest dispersal distance (Römermann *et al.* 2005).

Our study was carried with plant species that had ripe seeds available in the field at the time of the experiment (autumn). However, in Mediterranean climate regions, seed availability and hence number of seeds potentially transported is higher in spring, so we expect the transport to be important both northwards and southwards. In other arid and semiarid environments where migrating herds also move following pasture productivity (and seeding) peaks (Fryxell and Sinclair 1988) we can expect the same pattern of sustained LDD-phenomena. However, in higher latitudes where seed production is concentrated at the end of summer (Hülber *et al.* 2005) northward dispersal events could happen only during itinerant grazing movements (up to 100 km long; Fischer *et al.* 1996) within a single season. An alternative option would imply seed permanence in fleece during the winter dormancy typical of species from cold areas (Ortega *et al.* 1997).

Conclusions and future guidelines

Provided that the behavior of propagules on the fur of wild animals is comparable to our findings (Couvreur *et al.* 2004), part of the answer to the paradox of LDD may lie on adhesive dispersal. Epizooticoria has long been observed in migrating wild animals (Berthoud 1892) and such migrations have been very important and wide-spread in pre-historical times (Rivals *et al.* 2004) and still take place in some regions. The dispersal role of large migrating herbivores for plants may have been complemented or taken over by nomadic herds from the Mediterranean (Ruiz and Ruiz 1986) to the Arctic (Ingold 1986). The wool of extensively held sheep does indeed contain high numbers of viable seed at the time of shearing and the total number of seeds transported can be high (Manzano & Malo, in prep.). In addition, epizooticoria is not the only way plants can be dispersed by nomadic animals, as dispersal through guts can also achieve large retention times (Manzano *et al.* 2005) and takes place in domestic as well as wild animals (Ridley 1930).

LDD may be critical for plants to escape from effects of climate change. Specific genetic adaptation to local conditions have been repeatedly observed, as with the North American prairie plant *Chamaecrista fasciculata*



Semillas utilizadas en el experimento.

(Etterson 2004), pointing out the potential importance of migration mechanisms to plant species faced with rapid climatic changes. However, if LDD depends on large herbivore migrations, it is highly unlikely that it will take place in the present world. Large wild herbivores have either disappeared or are no longer able to migrate long distances, while the vectors that could substitute for them, i.e. nomadic herds, quickly disappear in the face of economic development. Recognizing the increasing habitat fragmentation and habitat loss caused by humans and their consequences for plant migration rates (Higgins *et al.* 2003b), the disappearance of nomadism may have serious future implications for plant biodiversity, as it had for soil fertility and plant productivity during Africa's crises in the 1970s and 1980s (Fryxell and Sinclair 1988). In addition, the spread of invasive plant species may be increased by adhesive dispersal, which has

been found to be a more common LDD mechanism for non-native species than endozoochory (Sorensen 1986, Constible *et al.* 2005).

Research should now focus on the current relevance for plant dispersal of long-range animal movement (either wild or nomadic herds or agricultural and recreational transport) and on better assessing factors determining the efficiency of epizoochory. Knowledge of seed transport by animals along corridors and between landscapes patches should be improved in order to guide conservation actions for species and landscape (Soons and Ozinga 2005). In addition, trade-offs involved in plant traits associated with adhesive dispersal, such as efficient morphology vs. increased grooming behavior (Sorensen 1986) and reduced seed mass for transport efficiency (Römermann *et al.* 2005) vs. recruitment success need further assessment.

Acknowledgements

We thank L. Álvarez and M.E. Hidalgo for allowing us to work with their animals; J. Garzón for making this work possible; S. Martos, A.M. Baena, S.D. Pastor, Q. Wauquiez, J.G. Vicente, T. Sainz and A.I. del Cueto for field assistance; and L. Manzano for literature assistance. F. Suárez, C.C. Nice, J.R. Ott and especially M.A. Huston thoroughly reviewed earlier versions of this manuscript. This study was supported by the Spanish Ministry of Science and Technology (project CICYT REN2003-01562 and FPU fellowship to P.M.).

References

- Berthoud EL. 1892. A peculiar case of plant dissemination. *Bot. Gaz.* 17: 321-326.
- Cain ML, Damman H, and Muir A. 1998. Seed dispersal and the Holocene migration of woodland herbs. *Ecol. Monogr.* 68: 325-347.
- Cain ML, Milligan BG, and Strand AE. 2000. Long-distance seed dispersal in plant populations. *Am. J. Bot.* 87: 1217-1227.
- Clark JS, Fastie C, Hurtt G., *et al.* 1998. Reid's paradox of rapid plant migration - Dispersal theory and interpretation of paleoecological records. *Bioscience* 48: 13-24.
- Constible JM, Sweitzer RA, Van Vuren DH, and Schuyler DA. 2005. Dispersal of non-native plants by introduced bison in an island ecosystem. *Biol. Inv.* 7: 699-709.
- Couvreux M, Vandenberghe B, Verheyen K, and Hermy M. 2004. An experimental assessment of seed adhesivity on animal furs. *Seed Sci. Res.* 14: 147-159.
- Etterson JR. 2004. Evolutionary potential of *Chamaecrista fasciculata* in relation to climate change. II. Genetic architecture of three populations reciprocally planted along an environmental gradient in the great plains. *Evolution* 58: 1459-1471.
- Fischer SF, Poschlod P, and Beinlich B. 1996. Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. *J. Appl. Ecol.* 33: 1206-1222.
- Fryxell JM and Sinclair ARE. 1988. Causes and consequences of migration by large herbivores. *Trends Ecol. Evol.* 3: 237-241.
- Higgins SI, Nathan R, and Cain ML. 2003a. Are long-distance dispersal events in plants usually caused by nonstandard means of dispersal? *Ecology* 84: 1945-1956.
- Higgins SI, Lavorel S, and Revilla E. 2003b. Estimating plant migration rates under habitat loss and fragmentation. *Oikos* 101: 354-366.
- Hülber K, Ertl S, Gottfried M, Reiter K, and Grabherr G. 2005. Gourmets or gourmands?—Diet selection by large ungulates in high-alpine plant communities and possible impacts on plant propagation. *Basic Appl. Ecol.* 6: 1-10.
- Ingold T. 1986. Reindeer economies and the origins of pastoralism. *Anthropology Today* 2: 5-10.
- Manzano P, Malo JE, and Peco B. 2005. Sheep gut passage and survival of Mediterranean shrub seeds. *Seed Sci. Res.* 15: 21-28.
- Nathan R, Katul GG, Horn HS, *et al.* 2002. Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind. *Nature* 418: 409-413.
- Ortega M, Levassor C, Peco B. 1997. Seasonal dynamics of Mediterranean seed banks along environmental gradients. *J. Biogeogr.* 24: 177-195.
- Pakeman RJ. 2001. Plant migration rates and seed dispersal mechanisms. *J. Biogeogr.* 28: 795-800.
- Portnoy S and Willson MF. 1993. Seed dispersal curves: Behavior of the tail of the distribution. *Evol. Ecol.* 7: 25-44.
- Ridley HN. 1930. The dispersal of plants throughout the world. Ashford, UK: L Reeve & Co.
- Rivals F, Kacimi S, and Moutoussamy J. 2004. Artiodactyls, favourite game of prehistoric hunters at the Caune de l'Arago Cave (Tautavel, France). Opportunistic or selective hunting strategies? *Eur. J. Wildl. Res.* 50: 25-32.
- Römermann C, Tackenberg O, and Poschlod P. 2005. How to predict attachment potential of seeds to sheep and cattle coat from simple morphological seed traits. *Oikos* 110: 219-230.
- Ruiz M and Ruiz JP. 1986. Ecological history of transhumance in Spain. *Biol. Conserv.* 37: 73-86.
- Soons MB and Ozinga WA. 2005. How important is long-distance seed dispersal for the regional survival of plant species? *Diversity Distrib.* 11: 165-172.
- Sorensen A. 1986. Seed dispersal by adhesion. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 17: 443-463.
- Weierh E, van der Werf A, Thompson K, *et al.* 1999. Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *J. Veg. Sci.* 10: 609-620.



Depredación de semillas en heces.

*¿Están los ecólogos ciegos para las cosas pequeñas?
Las historias ignoradas de la depredación de semillas
en heces fuera del trópico*

Publicado como:
Manzano, P.; Azcárate, F.M.; Peco, B. & Malo, J.E. (2010)
Are ecologists blind to small things? The missed stories on non-tropical
seed predation on feces.
Oikos 119 (10), 1537-1545 (sección "Forum").
DOI: 10.1111/j.1600-0706.2010.18602.x

Resumen

La dispersión de semillas implica varias etapas complejas que pueden verse afectadas por múltiples procesos periféricos. Por eso, un importante evento de dispersión puede ser seguido por dispersión secundaria, que puede reducir la mortalidad dependiente de la densidad y consolidar la fase de dispersión. Pero también pueden suceder eventos de depredación, y la depredación de semillas en las heces es particularmente interesante, ya que en gran medida puede alterar el destino de semillas dispersadas a través del sistema digestivo de los vertebrados. Nuestra revisión de 20 casos de este tipo de interacción encontró que se ha investigado principalmente en zonas tropicales y subtropicales (85% de los casos), lo que sugiere que se trata de un fenómeno menor en latitudes más altas. Sin embargo, el pequeño tamaño de las semillas y depredadores involucrados puede haber hecho que este proceso pase desapercibido fuera de los trópicos. Comprobamos la presencia de la depredación de semillas en las heces en un ecosistema templado, semiárido y dominado por semillas de pequeño tamaño, y encontramos que dicha depredación puede ser tan importante como en las latitudes tropicales, afectando hasta al 80% de las heces a mediados de verano. Además, puede influir en la endozoocoria hasta el punto de haber sido fuertemente subestimada, ya que afecta al 35% de las semillas dispersadas por las ovejas durante el año. Nuestros resultados pueden alentar a los científicos a prestar atención a otras interacciones que podrían estar extendidas a nivel global, pero que pasan desapercibidas. Especialmente el estudio de la dispersión de semillas podría estar siendo perjudicado, por las dificultades de los investigadores a la hora de manejar procesos que son difíciles de observar debido al pequeño tamaño de los organismos involucrados.

Summary

Seed dispersal involves several complex stages that can be affected by multiple peripheral processes. Thus, a major dispersal event can be followed by secondary dispersal, which can reduce density-dependent mortality and consolidate the dispersal phase. But predation events can also follow, and predation of seeds in feces is particularly interesting because it can heavily alter the fate of seeds dispersed through vertebrate guts. Our review of 20 cases involving this kind of interaction found that research has chiefly been in tropical and subtropical areas (85% of cases), suggesting that it is a minor phenomenon at higher latitudes. However, the small size of both the seeds and predators involved may have caused this process to go unnoticed outside the tropics. We tested the presence of predation of seeds in feces at a temperate, semi-arid and small-seed dominated ecosystem and found that it can be as important as in tropical latitudes, affecting up to 80% of feces in mid-summer. Moreover, it may influence endozoochory in a way whose significance could have been strongly underestimated, as it affects 35% of the seeds dispersed by sheep during the year. Our results may encourage scientists to pay attention to other interactions that may be widespread globally but go unnoticed. The study of seed dispersal, especially, may be suffering from the researchers' difficulty in handling processes that are difficult to observe because of the small size of the organisms involved.

Introduction

Seed dispersal has become a topic of wide interest in ecology due to its importance for plant ecology (Nathan 2006, Bacles *et al.* 2006). Although conceptually simple, it poses many challenges when studied in detail because of its inherent complexity and its associated peripheral phenomena (Wang and Smith 2002, Vander Wall and Longland 2004, Vander Wall *et al.* 2005a, Lázaro *et al.* 2006).

Primary seed dispersal counters seed aggregation near the mother plant, and hence reduces predation in comparison with pre-dispersal stages (Janzen 1970, Vander Wall *et al.* 2005a). The seed's journey may not yet be over, however. There may be further dispersal events (secondary dispersal, Forget *et al.* 2005) and the seed could also experience post-dispersal seed predation. Establishing the link between the different life-cycle phases is not easy, however, and most studies do not gather data from the different phases. Some experimental designs are even unable to distinguish between dispersers and predators in seed removal events (e.g. Chapman 1989), and certain occasional events that influence seed availability, such as masting (Sun *et al.* 2007), further complicate research.

Diplochory, or two-phase dispersal, often involves a vertebrate performing a coarse (i.e. large-scale) dispersal event, and a smaller animal, such as a rodent or an insect, performing a fine (i.e. small-scale) dispersal event (Wang and Smith 2002, Vander Wall and Longland 2004). Primarily dispersed seeds may nonetheless experience relatively high predation rates due to the clumping of defecated seeds, at least in situations where predators can predict or easily detect the resource.

Endozoochory by vertebrates is the most widely studied dispersal mechanism involving this group of animals (Nathan *et al.* 2008). Especially where mammalian herbivores are involved, it is notably for the high number of seeds that can be transported (e.g. Malo and Suárez 1995) as well as for the distances that seeds can potentially travel (Vellend *et al.* 2003, Manzano *et al.* 2005). Such dispersal, however, results in a highly aggregated seed deposition on soil, embedded in feces. The resulting clumped deposition

after coarse dispersal by mammals may conclude with density-dependent seed mortality. Clumped resources are generally at risk of being discovered by predators such as forager ants (Mari *et al.* 2008), especially those of the more social species (Avgar *et al.* 2008), or by scavenging birds (Ruxton and Houston 2004). Dung can also have a positive effect on embedded seeds by providing seedlings with nutrients (Traveset *et al.* 2001) but, conversely, it can also make them more easily detectable (Janzen 1982a) or even attract predators (Chapman 1989, LoGiudice and Ostfeld 2002). Thus, in some cases, predation is higher in dung than for freely dispersed seeds (Andresen 1999, Passos and Oliveira 2002) but in others it is lower (Bermejo *et al.* 1998, Martínez-Mota *et al.* 2004) or there is no clear effect (Feer and Forget 2002, Andresen and Levey 2004, Vander Wall *et al.* 2005b).

In short, endozoochory is a powerful dispersal mechanism but, to understand its relevance fully, we should carefully examine the post-dispersal predation events associated with it. So what do we know about post-dispersal predation of seeds within feces?

An overview of existing studies on predation of seeds in feces

All the studies published on predation of seeds in feces to date can be summarized in a single table (Table 1), showing that such processes have hitherto attracted relatively little attention. The next most apparent feature is the high concentration of such studies in tropical areas (85% of the total; Fig. 1). This is surprising considering that, amongst many other factors, low latitude countries usually have fewer economic resources to assign to scientific work. Furthermore, most studies have centered on tree species, followed by shrubs or lianas (Fig. 2). Given the bias of the available literature, one could conclude that predation on seeds in feces is a minor process found overwhelmingly in tropical areas and involving large-sized plants. This would be surprising in relation to the literature on endozoochory (see Nathan *et al.* 2008 for a recent review), where many studies of frugivores, and of herbivores in recent decades, have been conducted in temperate areas.

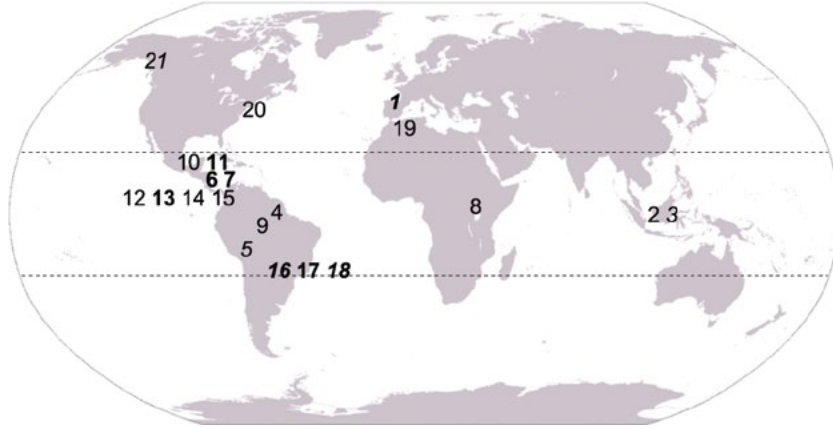


Figure 1. Studies of predation on seeds in feces worldwide. Italics indicate studies where not all predated species are trees. Bold type indicates studies where the predators are ants. Dashes indicate the Tropics of Cancer and Capricorn.

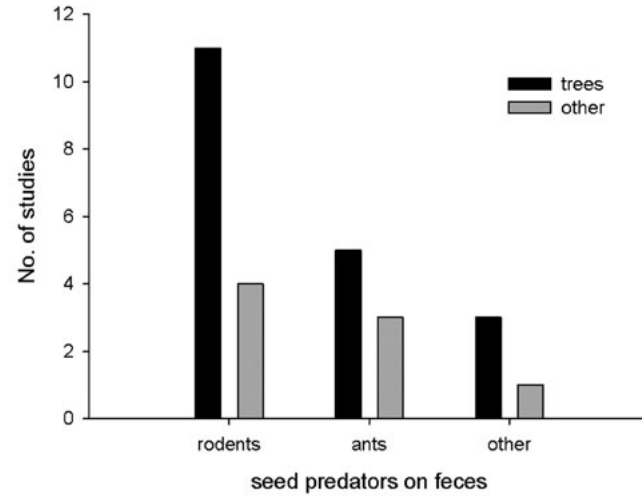


Figure 2. Comparison of different studies on predation on seeds in feces. The field “other” in the x-axis indicates predators other than ants or rodents (peccaries, unidentified insects, etc.), whereas in the yaxis it indicates plant growth forms other than trees (i.e. lianas and shrubs, and herbs for the present study).

Table 1. Studies evaluating predation on seeds in feces. Biome I evergreen tropical rainforests, II tropical deciduous rainforests, IV Mediterranean, VI temperate deciduous forest and VIII taiga (after Breckle 2002). Non-arboreal dispersed species are shown in bold (L=lianas; S=shrubs).

Source	Biome after Breckle (2002)	Primary dispersal agent	Dispersed species	Secondary seed predator	Predation rate	Dispersal reduction	Seasonality
1. This study	IV (central Spain)	sheep (<i>Ovis aries</i>)	85 annual herb spp.	ants (<i>Messor barbarus</i>)	69%	35%	Yes (Jun-Aug)
2. McConkey (2005a)	I (central Borneo)	gibbons (<i>Hylobates mullerixagilis</i>)	10 tree spp.	mostly unidentified, rats	60%	60%	No
3. McConkey (2005b)	I (central Borneo)	gibbons (<i>Hylobates mullerixagilis</i>)	54 fleshy-fruited spp. (trees and lianas)	vertebrates (rodents)	86%	88%	No
				Insects	2.5%		
4. Feer and Forget (2002)	I (French Guiana)	howler monkeys (<i>Alouatta seniculus</i>)	<i>Chrysophyllum lucentifolium</i>	mostly spiny rats (<i>Proechimys cuvieri</i> and <i>P. guyanensis</i>)	39-98%	unknown	Yes (Mar-May)
5. Andresen (1999)	I (Manu, Peru)	spider monkeys (<i>Ateles paniscus</i>)	6 tree spp. And <i>Borismene japurensis</i> L	Rodents	64-97% (secondary dispersers excluded)	unknown	Yes
		spider monkeys (<i>Ateles paniscus</i>)	<i>Brosimum lactescens</i>	Rodents	94%	86% (incl. buried)	

Source	Biome after Breckle (2002)	Primary dispersal agent	Dispersed species	Secondary seed predator	Predation rate	Dispersal reduction	Seasonality
5. Andresen (1999)	I (Manu, Peru)	dung beetles ¹	<i>Brosimum lactescens</i>	Rodents	66% (buried 1 cm) 24% (buried 3 cm) 4% (buried 5 cm)	50%	Yes
6. Kaspari (1993)	I (La Selva, Costa Rica)	manakin (<i>Manacus candei</i>)	<i>Miconia affinis</i>	ants (15 spp.)	30-80% (positively related with seed nr.)	unknown	No
7. Levey and Byrne (1993)	I (La Selva, Costa Rica)	manakins (<i>Manacus candei</i>)	<i>Miconia nervosa</i> , <i>Miconia centrodesma</i>	ants (<i>Pheidole nebulosa</i> , <i>P. nigricula</i>)	93%	87% (some refused)	Unknown
8. Shepherd and Chapman (1998)	I (mountain) (Kibale National Park, Uganda)	dung beetles ¹ (<i>Diastellopalpus semirubidus</i>)	<i>Mimusops bagshawei</i>	Rodents	63% (buried <1cm) 5.3% (buried 1 cm) 0% (buried >1cm)	unknown	No
			<i>Monodora myristica</i>	Rodents	21% (buried <1cm) 2.4% (buried 1 cm) 0% (buried >1cm)		

¹ Secondary dispersal of primate-dispersed seeds

Source	Biome after Breckle (2002)	Primary dispersal agent	Dispersed species	Secondary seed predator	Predation rate	Dispersal reduction	Seasonality
8. Shepherd and Chapman (1998)	I (mountain) (Kibale National Park, Uganda)	dung beetles ¹ (<i>Diastellopalpus semirubidus</i>)	<i>Cordia abyssinica</i>	Rodents	35% (buried <1cm) 2.0% (buried 1 cm) 0% (buried >1cm)	unknown	No
9. Andresen and Levey (2004)	I-II (central Amazonia, Brazil)	Howler monkeys (<i>Alouatta seniculus</i>)	11 tree spp.	Rodents	78%	55%	No
		dung beetles ¹	11 tree spp.	Rodents	25%		
10. Estrada and Coates-Estrada (1991)	I-II (Los Tuxtlas, Mexico)	<i>Alouatta palliata</i>	8 tree spp.	Rodents	59% (range: 13-100%)	67%	No
		dung beetles ¹	6 tree spp.	Rodents	56% (2.5 cm deep) 17% (5 cm deep) 2% (8 cm deep)		
11. Martínez-Mota et al. (2004)	I-II (Los Tuxtlas, Mexico)	howler monkeys (<i>Alouatta palliata</i>)	<i>Ficus hondurensis</i>	ants (<i>Azteca</i> sp., <i>Tetramorium</i> sp., <i>Pheidole</i> spp.)	58% (wet season) 47% (dry season)	unknown	No

Source	Biome after Breckle (2002)	Primary dispersal agent	Dispersed species	Secondary seed predator	Predation rate	Dispersal reduction	Seasonality
12. Janzen (1982b)	II (Guanacaste, Costa Rica)	horse (<i>Equus caballus</i>)	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	mice (<i>Lyomis salvini</i>)	68-87%	77%	Unknown
				mice (<i>Sigmodon hispidus</i>)	1.7-5.2%	0%	
13. Roberts and Heithaus (1986)	II (Guanacaste, Costa Rica)	diverse mammals, birds and reptiles	<i>Ficus hondurensis</i> 11 tree spp.	ants (<i>Cyphomyrmex rimosus</i> , <i>P. fallax</i> , <i>Pheidole radoszkowskii</i>)	48%	Unknown	Unknown
14. Traveset (1990)	II (Guanacaste, Costa Rica)	horse (<i>Equus caballus</i>)	<i>Acacia farnesiana</i>	bruchid beetle (<i>Stator vachelliae</i>)	6-26%	Unknown	Yes (Jan- Mar)
				Rodents	56-70%		
15. Wenny (1999)	II (Guanacaste, Costa Rica)	birds (Aves)	<i>Guarea glabra</i>	agouties (<i>Dasyprocta punctata</i>)	12%	60%	Yes (May-Jun)

Source	Biome after Breckle (2002)	Primary dispersal agent	Dispersed species	Secondary seed predator	Predation rate	Dispersal reduction	Seasonality
15. Wenny (1999)	II (Guanacaste, Costa Rica)	birds (Aves)	<i>Guarea glabra</i>	Rodents	39%	81%	Yes (May-Jun)
				Insects	7.4%		
			<i>Guarea kunthiana</i>	agouties (<i>Dasyprocta punctata</i>)	19%		
				peccaries (<i>Tayassu tajacu</i>)	46%		
				Rodents	14%		
16. Pizo and Oliveira (1999)	II (São Paulo, Brazil)	monkeys (<i>Cebus apella</i>)	<i>Philodendron corcovandense</i> L	ants (8 spp.)	84%	68%	No
			<i>P. appendiculatum</i> L		75%		
			<i>Aechmea</i> sp L		56%		
17. Passos and Oliveira (2002)	II (São Paulo, Brazil)	at least 14 bird species	<i>Clusia criuva</i>	pomerine ants (2 spp.)	12% (all re-dispersed)	86%	Yes (Jan- Mar)
				other ants (14 spp.)	86%		

Source	Biome after Breckle (2002)	Primary dispersal agent	Dispersed species	Secondary seed predator	Predation rate	Dispersal reduction	Seasonality
18. Pizo et al. (2005)	II (São Paulo, Brazil)	birds (<i>Manacus manacus</i> , <i>Tachyphonus coronatus</i>) possum (<i>Didelphis aurita</i>) monkeys (<i>Cebus apella</i>)	<i>Philodendron corcovandense</i> L <i>P. appendiculatum</i> L <i>Schlegelia parviflora</i> L	ants (19 spp.)	90%	Unknown	Unknown
19. García (2001)	IV (mountain) (Granada, Spain)	<i>Turdus torquatus</i> <i>Turdus viscivorus</i>	<i>Juniperus communis</i> S	mice (<i>Apodemus sylvaticus</i>)	10% (varying among microhabitats)	10%	Yes (Sep-Apr)
20. LoGiudice et Ostfeld (2002)	VI (New Jersey, US)	raccoon (<i>Procyon lotor</i>)	<i>Prunus serotina</i>	mice (<i>Peromyscus leucopus</i>)	up to 86% ² 7.6% (food-supplem.)	Unknown	Probable, untested

² Predation increased with time in non-supplemented latrines

Source	Biome after Breckle (2002)	Primary dispersal agent	Dispersed species	Secondary seed predator	Predation rate	Dispersal reduction	Seasonality
21. Bermejo et al. (1998)	VI-VIII(SE Alaska, US)	brown bear (Ursus arctos)	<i>Rubus spectabilis</i> S	rodents, possibly birds	8% (under Rubus) 15% (under Opoplanax) 5% (under Streptopus)	Unknown	Unknown
					7% (under Rubus) 16% (under Opoplanax) 1% (under Streptopus)		
			<i>Oplopanax horridus</i> S	rodents, possibly birds	2,5% (under Rubus) 20% (under Opoplanax) 3% (under Streptopus)		
			<i>Streptopus amplexifolius</i> S	rodents, possibly birds			

Scientific blindness?

Herbivory is more intense in the tropics (Coley and Barone 1996) so the above-mentioned distribution of studies could be explained by a higher intensity of seed predation there. However, such a possibility is not supported by other studies (Moran and Southwood, 1982) and a more recent study (Moles and Westoby, 2003) diverges from it, confirming that seed predation is not higher in the tropics.

It is not easy to understand why studies of predation on seeds in feces are more frequent at low latitudes. Seed size tends to be larger in the tropics (Moles *et al.* 2007), so processes associated with dispersal may be more difficult to observe in temperate areas. The fact that scientists can handle large seeds more easily may also be a reason. Seed fate tracking methods are much more diverse for larger seeds than for smaller-seeded species, for which only radioisotopy seems to be available (Forget and Jenny 2005). Obviously, such techniques as tying thread to seeds (see Kitamura *et al.* 2007) are not feasible if the seeds are too small. There are, however, many studies on seed predation in general in temperate areas (Hyatt *et al.* 2003). An alternative explanation is that endozoochory studies have centered mainly on frugivores, and less so on herbivores. While in the tropics there is a wide variety of fruit-eating primates that produce big and long-lasting feces, in higher latitudes fruits are mainly eaten by birds, whose feces are small and break up soon after being deposited, liberating the seeds. Fecal material may thus have been regarded of limited value by scientists in these latter cases. However, endozoochory by large herbivores has mostly been overlooked despite the importance of these animals as dispersers in temperate areas, and they usually disperse small seeds embedded in rich and long-lasting feces.

Seed size may also be responsible for the relative paucity of studies of animals other than rodents as predators on seeds in feces (Fig. 2). Insects may be more prone to take smaller prey than do rodents, and Myer (2008) proposes 0.4 g as the seed size threshold between the two predator groups. The shortage of studies of predators other than rodents should be interpreted as a warning that other hitherto ignored animal groups, such

as granivorous birds (Christianini and Galletti 2007) or bruchid beetles (Traveset 1990), may be important as predators on seeds in feces. Other processes, which may be quite common, may go unnoticed because of the small size of the actors involved.

If predation on seeds in feces is widespread, it should be present in other ecosystems

In the view of the biases in the available data, we have reasons to believe that the process is more widespread than it seems. In order to check whether predation on seeds in feces is present in ecosystems other than those involving large available seeds, we conducted an experimental test in a Mediterranean pasture, an ecosystem where predation on seeds from feces might not be expected to occur, given the scope of earlier studies (Table 1). This ecosystem suits our purpose because it is both dominated by annual small-seeded plants (Rivas Martínez and Izco 1977, Azcárate *et al.* 2002), and it can also be classified as a grazing ecosystem *sensu* Frank *et al.* (1998). Grazing ecosystems cover a large part of the Earth and are the most frequent landscape in semiarid areas, but they are often under-represented in scientific studies (see Table 1). Mediterranean pastures are dominated by large domestic herbivores, although wild herbivores coexist with livestock in many areas. These large herbivores promote intense dispersal phenomena through endozoochory (Malo and Suárez 1995, Traba *et al.* 2003), causing intense seed rain (Malo *et al.* 2000) through a mechanism that has proved capable of changing the community composition (Pakeman 1998). In addition, intense seed predation takes place within the system, as forager *Messor* ants can exert strong pressure on the plant community (Azcárate and Peco 2006). This is not surprising, given that small seeds are prone to heavy predation by ants (Levey and Byrne 1993).

How can we be sure that ants are the only important seed predators of the system, and that they just prey on seeds and do not disperse them? In this system rodents do not feed on the tiny seeds of the annual plants that are present, possibly due to the small size of the seeds themselves (Azcárate

2003) or because rodents avoid open areas in the presence of large ungulates (Muñoz *et al.* 2009). However, the role of harvester ants as seed dispersers in this system is limited, because they simply scatter seeds haphazardly in their discard piles (middens), and losses along trunk trails seem unimportant. The chance of survival in middens should be limited because clumped deposition strengthens competitive processes, and survival is reserved for the largest seeds, whose seedlings are the only ones able to reach light and soil in a difficult habitat for germinating plants (Azcárate and Peco 2007).

Several factors should be taken into account when testing predation on seeds in feces by granivorous ants. Firstly, ant density varies greatly across different pasture systems, thus influencing the predation risk for a given food item (Azcárate and Peco 2004). As ants forage evenly across Mediterranean grasslands, the existence of predation refuges is unlikely (Azcárate and Peco 2003) and the higher the ant density, the shorter the distance a scout must travel to find any food item (Devigne and Detrain 2007). Secondly, the mass of the item also merits consideration. The energy demanded for transporting a food item with an extraordinarily large mass, such as a seed-containing fecal pellet, compared to the more usual food items (Azcárate *et al.* 2005), could also determine the ant's choice of item taken, and the influence of the item size on removal rate should therefore be checked.

Methods

Study site

Fieldwork was conducted in the Tres Cantos municipality (Madrid, Spain), in the Manzanares River Basin protected area (40° 36' N, 3° 45' W). The altitude is 700 m a.s.l. and the climate is typically Mediterranean, with a drought period in summer, 13.5 ° C mean annual temperature and 440 mm mean annual rainfall. The experimental area is composed of sandy soils on arkose substrata, generated by erosion in the nearby Guadarrama Mountains. The vegetation is mainly composed of dry grasslands dominated by annuals such as *Vulpia muralis*, *Vulpia ciliata*, *Plantago lagopus*, *Trifolium campestre* and *Trifolium glomeratum*. The perennial *Poa bulbosa* is also abundant. The

scattered tree cover mainly consists of *Quercus ilex* ssp. *ballota* and *Juniperus oxycedrus*. The vegetation is partly traditional pastureland and partly what has developed on abandoned crop fields that are now used for sheep grazing. *Messor barbarus* is the main seed predator in the ecosystem, rodent impact being negligible in open areas (Azcárate 2003). This is consistent with observations by Hulme (1997), who found that the main seed predators on feces were rodents in woody areas and ants in open areas. The strong preference of rodents for covered microsites is also confirmed by Boulay *et al.* (2009).

Experimental setup

Ant predation on seeds embedded in feces was estimated at 20 randomly distributed replicated sites at a minimum distance of 15 m from each other in a 2 ha experimental plot. At each we used an inconspicuous plastic belt 20 cm high and 2 mm thick to enclose an area of 900 cm². The belt was partly buried with 6 cm showing above ground level and daubed regularly with Temocid (Kollant, S.p.A., Vigonovo (Ve), Italy), a type of anti-insect gum used in organic farming. This sticky substance maintains its adhesive properties for several weeks in the open air and prevents the passage of flightless arthropods. A pitfall trap was placed inside each enclosure for effective exclusion control. The vegetation was mown at regular intervals within a 10cm-wide band around each enclosure, to prevent ants from climbing stalks and leaves and entering the plots.

For each experimental site, we collected fresh fecal pellets from the grazing sheep flock and put 10 entire and 10 manually crumbled pellets inside the enclosures, directly on the ground. We also put 10 entire and 10 crumbled pellets 5 m from the enclosure, changing their position each time we repeated the experiment to prevent potential learning by the ants. The size of an entire fecal pellet is c. 12 mm length × 7 mm diameter, and its dry weight is c. 0.2 g. The feces of separate individual sheep were used in each of the 20 replicates, applying all 4 treatments in each case. The pellet crumbling treatment was used to imitate fecal trampling by the flock and to check for effects of food item size on predation by ants. A further control

set of 10 entire pellets for each replicate was taken to the laboratory to be air-dried and weighed. The experiment began in August 2004 and was repeated monthly for one year except in October 2004, when unexpectedly heavy rain washed away the pellets. If active ant middens were detected, the distance from the closest midden to the center of every set of free pellets was noted as a measure of the ant predation risk experienced by the pellets.

To assess the ant impact, the plot was visited 24 and 48 h after placement to count remaining pellets and estimate the amount of remaining pellet fragments. Dry feces were always collected after 48 h and brought to the laboratory to measure their dry weight. Feces were also checked for the characteristic tunnel-like traces that indicate dung beetle presence in the area (especially *Onthofagus* spp.).

Statistical analysis

To assess the impact of ants on feces, the rate of fecal mass removal was calculated as the proportional difference of fecal mass between the enclosed and the exposed pellet sets. This index was separately measured for entire and crumbled feces. A repeated measures ANOVA with post hoc multiple comparisons (HSD) was performed with time and pellet aggregation as factors. Data were power-transformed ($\lambda=1.5$) to comply with test assumptions. In order to check the relationship between the distance of the feces from the nearest midden, and due to the lack of normality of the distance data, a Spearman Rank Order Correlation was performed for the months when ant harvesting was detected. STATISTICA software was used for all analyses (StatSoft, Inc. 2002).

Results of the experimental survey

An intense removal of fecal fragments was detected at the surveyed location. Removal of fecal pellets containing seeds was concentrated during the active months of *Messor* ants, i.e. in summer (repeated measures ANOVA: $F_{10, 180} = 34.37$; $p < 0.0001$), when the overall removal rate totaled 69.4% of the feces exposed to ants. A clear effect of the harvest of feces is observable (Fig. 3) from the beginning of summer (57.5%

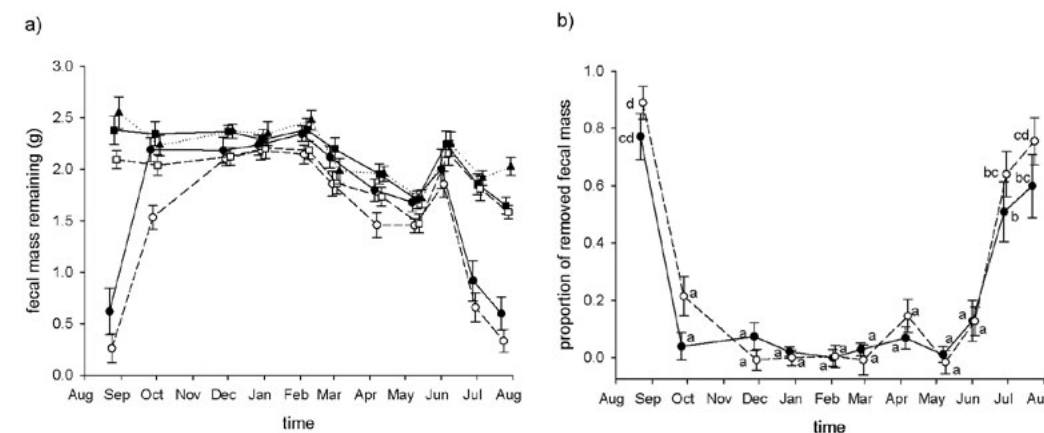


Figure 3. Seasonal change of sheep feces removal. a) Final fecal masses. Pellet treatment: ●(line) exposed, entire; ○(dashes) exposed, crumbled; ■(line) excluded, entire; □(dashes) excluded, crumbled pellets; ▲(dots) entire pellets taken to the laboratory immediately after experiment setup. Vertical bars show standard errors. b) Rate of fecal mass removal (proportional difference between ant exposed and excluded replicates). Key: ●(line) entire pellets; ○(dashes) crumbled pellets. Vertical bars indicate the standard errors of the means. Different letters indicate significant differences shown by Tukey's HSD test.

harvest rate at the end of June), peaking in late August, when 83% were removed. Fecal removal was quick since there were no further changes by the time of the 24h and 48h visits. Ants were even repeatedly observed harvesting fecal pellets a few minutes after they were placed. They were not observed cutting entire pellets into pieces but carried them to their nests intact. Moreover, no residual fragments were ever observed where we had placed entire pellets that were removed. Intensive removal of feces is typical behavior for a strongly social forager ant (Avgar *et al.* 2008). It can only be attributed to ants, as dung beetles are inactive at this time of the year. We only detected dung beetle activity in spring and autumn, a trend that is consistent with their inactivity during the dry Mediterranean summer (Lumaret and Kirk 1987), i.e. July and August. These authors also detected a strong preference by dung beetles for larger fecal pellets than those used in the experiment. This may explain the negligible effect of fecal mass during the months when dung beetles were active, and why we recovered the same number of entire pellets that we placed during

that period. The recent discovery that dung beetles can feed on acorns in winter (Pérez-Ramos *et al.* 2007) led us to consider whether they might be interested in the seeds within dung and not only in the fecal material itself. However, dung beetles are not particularly well suited for the consumption of tiny hard seeds due to the shape of their mandibles, evolved for filtering (Cambefort, 1991), so their influence on our results can be ruled out.

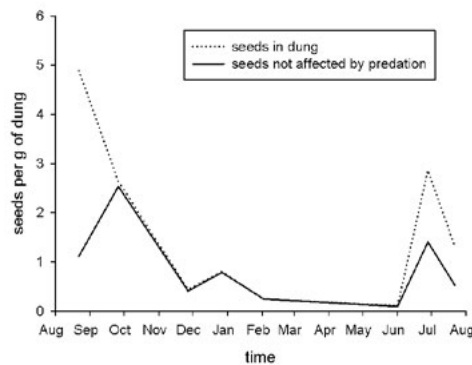


Figure 4. Effect of ant predation on seeds in feces on the dispersal shadow of herb seeds endozoochorously dispersed by sheep. Dotted line shows mean number of seeds contained in sheep dung (Manzano and Malo in prep.). Solid line represents actual number of dispersed seeds not affected by predation from feces after subtracting the proportion of entire pellets removed by ants.

checking for seed content in feces shows that local sheep endozoochory is generating a dispersal shadow for seeds from 85 herb species (Manzano and Malo in prep.). If we subtract the proportion of seeds taken from the seeds contained in the dung used for the present study (Fig. 4), we find that 65% of seeds dispersed in feces do escape ant predation. It is interesting that seed availability and seed dispersal processes also peak in summer in this ecosystem, although early in the season when the seed predation processes involving feces are still weak (Malo and Suárez 1995,

Plots exposed to ants always showed lower fecal mass than plots excluded from them whenever ant activity was detected. This is statistically significant (Fig. 3), with two clear phases: one when the observed losses in fecal mass are random (mid-September to mid-June; letter "a" in Fig. 3b), and a second phase when the removal of feces by ants is evident (mid-June to mid-September; indicated by all other letters in Fig. 3b). How does this harvesting affect the seeds in the dung? Ant activity in the area will be mainly driven by environmental conditions (Azcárate *et al.* 2007) and less by food availability. A parallel study

Malo *et al.* 2000). The coincidence of both processes in summer shows the importance of taking predation on seeds in faeces into account when calculating seed dispersal shadows.

A global phenomenon?

We have seen that predation on seeds in feces can be found in completely different ecosystems from where it might be expected i. e. outside the tropics and with no trees or large seeds involved. The major difference from previous studies was the small size of the elements involved, which hitherto may often have made such processes go unnoticed. Moles and Westoby (2006) observed no relationship between seed mass and seed predation risk, suggesting that predation phenomena could be widespread regardless of scale. The scant attention paid to herbivorous mammals as seed dispersers can also explain why post dispersal predation on seeds in feces has not been documented previously in temperate areas.

Can we therefore assume that predation on seeds in feces is widespread? Seeds are a valuable resource, and it makes sense that seed aggregation after a coarse dispersal event (Wang and Smith 2002), such as in feces,

Vertedero de hormiguero con restos de heces de oveja



provides a significant potential food resource in itself. This potential resource can be exploited throughout the planet, regardless of the size involved, and remains as long as the seeds do not experience a *fine* dispersal event. Previous *coarse* events mean greater success for seeds (Mari *et al.* 2008), but not all primary dispersal events result in a seed density level that excludes density-dependent seed mortality, especially when endozoochory is involved. It therefore seems reasonable to think that predation on seeds in feces exists throughout the world. It could be so strong that excessive predation pressure on seeds may prevent certain plant species from becoming established, even when primary dispersal is successful, as described for some temperate ecosystems (Orrock *et al.* 2006, Nuñez *et al.* 2008).

A good evaluation of these processes is necessary in order to properly assess the importance of endozoochory. In the present study, seed predation peaks at a time when dispersal processes are very intense (Malo and Suárez 1995). But does this apply in places where no such clear peak in dispersal happens (e.g. Cosyns *et al.* 2005)? The importance of other dispersal processes that combine powerful *coarse* and *fine* dispersal events at once, such as epizoochory, may also have been underrated due to the problems of tracking them (Manzano and Malo 2006). Once again, a problematic size for correctly evaluating processes (this time, a too big one) may have made us *blind*.

Acknowledgements

The authors are grateful to M. Sanz for his friendship and for allowing us to work in his property, to S. Martos, S. Hortal, M. Busquets and I. del Cueto for their help with the field work, and to one anonymous reviewer whose comments greatly improved the final MS. This study has been funded by the Spanish Ministry of Science and Innovation (research grants REM 2003/01562 CyT and CGL-2007-63382/BOS and FPU grant AP2002-1162 to P. Manzano) and the Regional Government of Madrid (REMEDINAL projects S-0505/AMB/0335 and S-2009/AMB/783). Meteorological data were generously provided by the Spanish State Agency of Meteorology (AEMET).

Literature cited

- Alcántara, J.M. *et al.* 2000. Early effects of rodent post-dispersal seed predation on the outcome of the plant-seed disperser interaction. – *Oikos* 88, 362-370.
- Andresen, E. 1999. Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rain forest. – *Biotropica* 31, 145-158.
- Andresen, E. and Levey, D.J. 2004. Effects of dung and seed size on secondary dispersal, seed predation, and seedling establishment of rain forest trees. – *Oecologia* 139, 45-54.
- Avgar, T. *et al.* 2008. Linking traits of foraging animals to spatial patterns of plants: social and solitary ants generate opposing patterns of surviving seeds. – *Ecol. Lett.* 11, 224-234.
- Azcárate, F. M. 2003. Hormigas granívoras en pastizales y matorrales mediterráneos: interacciones y efectos sobre la vegetación. – PhD thesis, Universidad Autónoma de Madrid.
- Azcárate, F. M. and Peco, B. 2003. Spatial patterns of seed predation by harvester ants (*Messor Forel*) in Mediterranean grassland and scrubland. – *Insect. Soc.* 50, 120-126.
- Azcárate, F. M. and Peco, B. 2006. Effects of seed predation by ants on Mediterranean grassland related to seed size. – *J. Veg. Sci.* 17, 353-360.
- Azcárate, F. M. and Peco, B. 2007. Harvester ants (*Messor barbarus*) as disturbance agents in Mediterranean grasslands. – *J. Veg. Sci.* 18, 103-110.
- Azcárate *et al.* 2002. Abundance and habitat segregation in Mediterranean grassland species: the importance of seed weight. – *J. Veg. Sci.* 13, 159-166.
- Azcárate *et al.* 2005. Seed and fruit selection by harvester ants, *Messor barbarus*, in Mediterranean grassland and scrubland. – *Funct. Ecol.* 19, 273-283.
- Azcárate, F. M. *et al.* 2007. Microclimatic conditions regulate surface activity in harvester ants *Messor barbarus*. – *J. Insect Behav.* 20, 315-329.
- Bacles, C. F. E. *et al.* 2006. Effective seed dispersal across a fragmented landscape. – *Science* 311, 628.
- Bermejo, T. *et al.* 1998. Post-dispersal seed predation in the temperate rainforest of southeast Alaska. – *Can. Field-Nat.* 112, 510-512.
- Boulay, R. *et al.* 2009. Small-scale indirect effects determine the outcome of a tripartite plant-disperser-granivore interaction. – *Oecologia* 161, 529-537.

- Breckle S.-W. 2002. *Walter's Vegetation of the Earth. The Ecological Systems of the Geo-Biosphere.* – Springer.
- Cambeftort, Y. 1991. From saprophagy to coprophagy. – In: Hanski, I. and Cambeftort, Y. (eds.), *Dung Beetle Ecology*. Princeton Univ. Press, pp. 22-35.
- Chapman, C. A. 1989. Primate seed dispersal: the fate of dispersed seeds. – *Biotropica* 21, 148-154.
- Coley, P. D. and Barone, J. A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 27, 305-335.
- Cosyns, E. et al. 2005. Endozoochorous seed dispersal by cattle and horse in a spatially heterogeneous landscape. – *Plant Ecology* 178, 149-162.
- Devigne, C. and Detrain, C. 2006. How does food distance influence foraging in the ant *Lasius niger*: the importance of home-range marking – *Insect. Soc.* 53, 46-55.
- Dominy, N. J. and Duncan, B. W. 2005. Seed-spitting primates and the conservation and dispersion of large-seeded trees. – *Int. J. Primat.* 26, 631-649.
- Estrada, A. and Coates-Estrada, R. 1991. Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. – *J. Trop. Ecol.* 7, 459-474.
- Feer, F. and Forget, P. M. 2002. Spatio-temporal variations in post-dispersal seed fate. – *Biotropica* 34, 555-566.
- Forget, P.-M. and Jenny, D. 2005. How to elucidate seed fate? A review of methods used to study seed removal and secondary seed dispersal. – In: Forget, P.-M. et al. (eds.). *Seed Fate. Predation, Dispersal and Seedling Establishment*. CABI Publishing, pp. 379-393.
- Forget, P.-M. et al. 2005. *Seed Fate. Predation, Dispersal and Seedling Establishment.* – CABI Publishing.
- Frank, D. A. et al. 1998. The ecology of the earth's grazing ecosystems. – *Bioscience* 48, 513-521.
- García, D. 2001. Effects of seed dispersal on *Juniperus communis* recruitment on a Mediterranean mountain. – *J. Veg. Sci.* 12, 839-848.
- Hulme, P. E. 1997. Post-dispersal seed predation and the establishment of vertebrate dispersed plants in Mediterranean scrublands. – *Oecologia* 111, 91-98.
- Hyatt, L. A. et al. 2003. The distance dependence prediction of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis. – *Oikos* 103, 590-598.
- Kaspari, M. 1993. Removal of seeds from Neotropical frugivore droppings. Ant responses to seed number. – *Oecologia* 95, 81-88.
- Kitamura, S. et al. 2007. Rare seed-predating mammals determine seed fate of *Canarium euphyllum*, a large-seeded tree species in a moist evergreen forest, Thailand. – *Ecol. Res.* 23, 169-177.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. – *Am. Nat.* 104: 501-528.
- Janzen, D. H. 1982a. Attraction of *Liomys* mice to horse dung and the extinction of this response. – *Anim. Behav.* 30, 483-489.
- Janzen, D. H. 1982b. Removal of seeds from horse dung by tropical rodents: influence of habitat and amount of dung. – *Ecology* 63, 1887-1900.
- Lázaro, A. et al. 2006. Spatial concordance at a regional scale in the regeneration process of a circum-Mediterranean relict (*Buxus balearica*): connecting seed dispersal to seedling establishment. – *Ecography* 29, 683-696.
- LoGiudice, K. and Ostfeld, R. S. 2002. Interactions between mammals and trees: predation on mammal-dispersed seeds and the effect of ambient food. – *Oecologia* 130, 420-425.
- Lumaret, J. P. and Kirk, A. 1987. Ecology of dung beetles in the French Mediterranean region (Coleoptera: Scarabaeidae). – *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 24: 1-55.
- Malo, J. E. and Suárez, F. 1995. Herbivorous mammals as seed dispersers in a Mediterranean dehesa. – *Oecologia* 104, 246-255.
- Malo, J. E. et al. 2000. Herbivore dunging and endozoochorous seed deposition in a Mediterranean dehesa. – *J. Range Manage.* 53, 322-328.
- Manzano, P. and Malo, J. E. 2006. Extremely long-distance seed dispersal via sheep. – *Frontiers in Ecology and the Environment* 4: 244-248.
- Manzano, P. et al. 2005. Sheep gut passage and survival of Mediterranean shrub seeds. – *Seed Sci. Res.* 15, 21-28.
- Mari, L. et al. 2008. Movement strategies of seed predators as determinants of plant recruitment patterns. – *Am. Nat.* 172, 694-711.
- Martínez-Mota, R. et al. 2004. The role of canopy ants in removing *Ficus perforata* seeds from howler monkey (*Alouatta palliata mexicana*) feces at Los Tuxtlas, Mexico. – *Biotropica* 36, 429-432.

- McConkey, K. R. 2005a. Influence of faeces on seed removal from gibbon droppings in a dipterocarp forest in Central Borneo. – *J. Trop. Ecol.* 21, 117-120.
- McConkey, K. R. 2005b. The influence of gibbon primary seed shadows on post-dispersal seed fate in a lowland dipterocarp forest in Central Borneo. – *J. Trop. Ecol.* 21, 255-262.
- Meehan, H. J. et al. 2005. Early fate of *Myristica hypargyrea* seeds dispersed by *Ducula pacifica* in Tonga, Western Polynesia. – *Austral Ecol.* 30, 374-382.
- Moles, A. T. and Westoby, M. 2003. Latitude, seed predation and seed mass. – *J. Biogeogr.* 30, 105-128.
- Moles, A. T. and Westoby, M. 2006. Seed size and plant strategy across the whole life cycle. – *Oikos* 113, 91-105.
- Moles, A. T. et al. 2007. Global patterns in seed size. – *Global Ecol. Biogeogr.* 16, 109-116.
- Moran, V. C. and Southwood, T. R. E. 1982. The guild composition of arthropod communities in trees. – *J. Anim. Ecol.* 51, 289-306.
- Muñoz, A. et al. 2009. Ungulates, rodents, shrubs: interactions in a diverse Mediterranean ecosystem. – *Basic Appl. Ecol.* 10, 151-160.
- Myster, R. W. 2008. Neotropic post-dispersal seed predation. – In: Myster, R. W. *Post-Agricultural Succession in the Neotropics*. Springer, pp. 216-220.
- Nathan, R. 2006. Long-distance dispersal of plants. – *Science* 313, 786.
- Nathan, R. et al. 2008. Mechanisms of long-distance seed dispersal. – *Trends Ecol. Evol.* 23, 638-647.
- Núñez, M. A. et al. 2008. Seed predation as a barrier to alien conifer invasions. – *Biol. Invasions* 10, 1389-1398.
- Orrock, J. L. et al. 2006. Seed predation, not seed dispersal, explains the landscape-level abundance of an early-successional plant. – *J. Ecol.* 94, 838-845.
- Pakeman, R. J. et al. 1998. Sources of plants colonizing experimentally disturbed patches in an acidic grasslands, in eastern England. – *J. Ecol.* 86, 1032-1041.
- Passos, L. and Oliveira, P. S. 2002. Ants affect the distribution and performance of seedlings of *Clusia criuva*, a primarily bird-dispersed rain forest tree. – *J. Ecol.* 90, 517-528.
- Pérez-Ramos, I. M. et al. 2007. Acorn removal and dispersal by the dung beetle *Thorectes lusitanicus*: ecological implications. – *Ecol. Entomol.* 32, 349-356.
- Pizo, M. A. and Oliveira, P. S. 1999. Removal of seeds from vertebrate faeces by ants: effects of seed species and deposition site. – *Can. J. Zool.* 77, 1595-1602.
- Pizo, M. A. et al. 2005. Seed removal by ants from faeces produced by different vertebrate species. – *Écoscience* 12, 136-140.
- Rivas Martínez, S. and Izco, J. 1977. Sobre la vegetación terofítica subnitrófila mediterránea (*Brometalia rubenti-tectori*). – *Anal. Inst. Bot. Cavanilles* 34, 355-381.
- Roberts, J. T. and Heithaus, E. R. 1986. Ants rearrange the vertebrate-generated seed shadow of a neotropical fig tree. – *Ecology* 67, 1046-1051.
- StatSoft, Inc. (2002). STATISTICA (data analysis software system), version 6. www.statsoft.com.
- Sun, I.-F. et al. 2007. Seed predation during general flowering events of varying magnitude in a Malaysian rain forest. – *J. Ecol.* 95, 818-827.
- Traba, J. et al. 2003. Restoration of species richness in abandoned Mediterranean grasslands: seeds in cattle dung – *Restoration Ecology* 11, 378-384.
- Traveset, A. 1990. Post-dispersal predation of *Acacia farnesiana* seeds by *Stator vachelliae* (Bruchidae) in Central America. – *Oecologia* 84, 506-512.
- Traveset, A. et al. 2001. Effect of manure composition on seedling emergence and growth of two common shrub species of Southeast Alaska – *Plant Ecol.* 155, 29-34.
- Vander Wall, S. B. and Longland, W. S. 2004. Diplochory: are two seed dispersers better than one? – *Trends Ecol. Evol.* 19, 155-161.
- Vander Wall, S. B. et al. 2005a. Seed fate pathways: filling the gap between parent and offspring. – In: Forget, P.-M. et al. (eds.), *Seed Fate. Predation, Dispersal and Seedling Establishment*. CABI Publishing, pp. 1-8.
- Vander Wall, S. B. et al. 2005b. Two-phase seed dispersal: linking the effects of frugivorous birds and seed-caching rodents. – *Oecologia* 145, 281-286.
- Wang, B. C. and Smith, T. B. 2002. Closing the seed dispersal loop. – *Trends Ecol. Evol.* 17, 379-386.
- Wenny, D. G. 1999. Two-stage dispersal of *Guarea glabra* and *G. kunthiana* (Meliaceae) in Monteverde, Costa Rica. – *J. Trop. Ecol.* 15, 481-496.



DISCUSIÓN GENERAL



Discusión General

Los rebaños de ovejas han tenido históricamente una gran presencia en los paisajes pastados de la Península Ibérica, y gran parte de ellos han estado recorriendo grandes distancias por la práctica trashumante. Dada la importancia de los procesos dispersivos asociados a dichos rebaños, procesos que han identificados durante esta investigación, se puede concluir que la oveja trashumante ha tenido, a lo largo de la historia ecológica reciente de España, un importante papel como vector de dispersión semillas a larga distancia, y que este papel ha tenido lugar pese a importantes fenómenos de depredación de las semillas dispersadas. A la luz de la comprensión de los fenómenos dispersivos aquí descritos, esta importancia podría ser generalizable al ganado doméstico trashumante en general, incluyendo a vacas, cabras o équidos que también habrían formado parte de los rebaños trashumantes, aún teniendo en cuenta las diferencias de dieta o pelaje con esos otros animales domésticos.

La trashumancia ha tenido una tremenda relevancia histórica en España, con millones de cabezas moviéndose en tiempos de La Mesta, pero con movimientos trashumantes ya detectables en tiempos prerromanos, lo que significa que los procesos ecológicos asociados a la misma han estado funcionando por espacio de al menos dos milenios (**Capítulo I**). Las vías pecuarias son por lo tanto potenciales corredores de intercambio de semillas conectando áreas de clima distinto, con importantes implicaciones para los procesos de cambio global. En los últimos 60 años se observa un declive sostenido que podría poner en peligro esa funcionalidad, como ya alertaban Ruiz y Ruiz (1986).

La trashumancia tiene una fenología muy ajustada a la productividad vegetal, lo cual tiene importantes consecuencias en la funcionalidad del ecosistema en general y en los procesos dispersivos en particular. Los rebaños trashumantes atraviesan España de camino a los pastizales montanos de verano en recorridos predominantemente de dirección sur-norte al final de la primavera, en el momento en el que la vegetación herbácea de los pastizales mediterráneos está en su máximo de fructificación y por lo tanto en el momento en el que los herbívoros son

capaces de dispersar una mayor cantidad de semillas y en el momento en el que la diversidad de especies dentro del conjunto de semillas dispersadas es más alta. Este extremo se ha comprobado en endozoocoria tanto en vaca y conejo (Malo y Suárez 1995, Malo *et al* 2000) como en la oveja (datos no publicados, citados en la Fig.4 del Capítulo IV) y potencialmente existe también para la dispersión epizoócora (Malo y Traba 2006, Malo *et al* 2011). Los mismos datos corroboran que la disponibilidad de semillas dispersables en los pastos de tránsito se mantiene durante todo el verano y hasta que empiezan las lluvias de otoño, aunque a niveles más bajos de abundancia y, sobre todo, diversidad. Esto supone que los rebaños trashumantes son potencialmente vectores importantísimos de dispersión también en los recorridos predominantemente norte-sur de vuelta a las tierras bajas para pasar el invierno. Por lo tanto, y confirmada la capacidad de los rebaños trashumantes para transportar semillas a larga distancia (ver capítulos posteriores), las vías pecuarias habrían sido en el pasado reciente corredores fundamentales para la conectividad ecológica de los diferentes ecosistemas peninsulares, dada la importancia histórica de la trashumancia revisada en el Capítulo I. Dadas las probables similitudes de las rutas trashumantes con las rutas migratorias de los herbívoros silvestres predominantemente pastadores, ya desaparecidos del paisaje peninsular, que habrían actuado durante un tiempo mucho más prolongado que los herbívoros domésticos, y dado que la sincronización de la migración con la maduración de las semillas en la vegetación, surge la cuestión de si la fenología de la producción de semillas es resultado únicamente de las condiciones climáticas, o si podría haber habido cierta presión selectiva que acabara condicionando dicha fenología para favorecer la dispersión a larga distancia en esos momentos clave de migración animal. A modo de comparativa, herbívoros más ramoneadores como el ciervo o el gamo, con menores distancias de migración (Figura 1), presentan espectros de dispersión de semillas más repartidos a lo largo del año (Malo y Suárez 1995, Malo *et al* 2000), ya que los ramoneadores se alimentan de leñosas que mantienen semillas en la planta por periodos más largos que las herbáceas.

La endozoocoria mediada por ovejas es un sistema de dispersión efectivo,

a su funcionalidad. Los tránsitos en camión se realizan en una sola jornada sin paradas intermedias, y salen aproximadamente un mes más tarde que las ovejas a pie. Por una parte, la trashumancia en camión movería semillas directamente de los pastos de invernada, situados en zonas muy bajas (400 m sobre el nivel del mar como mucho) y dominados por anuales, hasta los pastos de veranada en zonas montañosas dominados por perennes. La capacidad de establecimiento de esas semillas se vería probablemente abocada al fracaso por un contraste de condiciones abióticas demasiado fuerte. Como vimos en la Introducción de esta tesis doctoral, las especies perennes de las zonas montañosas de veranada tendrían también muy pocas oportunidades de establecerse bajo las condiciones de las zonas bajas de invernada. Por otra parte, la salida tardía de los rebaños trashumantes en camión se haría ya fuera del pico de producción de semillas y diversidad de diásporas en heces observado a finales de mayo, lo que limitaría mucho también la efectividad de la dispersión.

La epizoocoria mediada por ovejas se muestra, en términos de distancias alcanzadas, como un vector aún más potente de dispersión a larga distancia de semillas (**Capítulo III**). Las semillas trazadas a lo largo del recorrido por las vías pecuarias son capaces de alcanzar las distancias de dispersión más largas medidas hasta el momento.⁴ Aunque obviamente la lana de las ovejas tiene características particulares que hacen que las semillas queden retenidas de forma más efectiva que en otros animales (Couvreur *et al* 2004, Malo y Traba 2006, de Pablos y Peco 2007, Will *et al* 2007), el dato es relevante. Las semillas usadas para el estudio estaban disponibles en el momento de su realización, lo que subraya la relevancia de los eventos dispersivos no sólo en los recorridos hacia los pastos de veranada sino también hacia los de invernada. Es de reseñar que estos resultados se combinan con otros estudios a nivel local que revelan que la epizoocoria es capaz de captar eficientemente los propágulos de semillas maduras, más en pieles de oveja que en las de otros herbívoros domésticos como las cabras o las vacas, aunque éstas también son capaces de transportar semillas adheridas

(Malo y Traba 2006, de Pablos y Peco 2007, Malo *et al* 2011). Así, teniendo en cuenta la presencia de ovejas trashumando a lo largo de la península ibérica durante al menos dos milenios (ver Capítulo I), la epizoocoria ha tenido un importante papel durante todo ese tiempo como mecanismo de LDD, probablemente compartido con otros herbívoros domésticos. En trabajos complementarios no incluidos en esta tesis doctoral, resultan llamativos los datos obtenidos (no publicados) sobre dispersión por ovejas a nivel local. Por una parte, se confirma la intensidad de la epizoocoria en términos de semillas dispersadas; en el momento de la trashumancia sur-norte hacia los pastos de veranada cada oveja estará transportando de media unas 5000 semillas en cada momento dado. Dicho número se mantendría a lo largo del tiempo porque las semillas estarían adhiriéndose y desprendiéndose continuamente según la función matemática utilizada en el capítulo III. Por otra parte, se confirma la complementariedad de estrategias dispersivas endozoocoria-epizoocoria descrita por Couvreur *et al* (2005): la mayoría de las especies de la comunidad vegetal que pasta el ganado se dispersa, o bien por epizoocoria, o bien por endozoocoria, con pocas especies siendo dispersadas a través de ambos síndromes dispersivos (ver Introducción de esta tesis doctoral). En el caso del sistema local estudiado, la epizoocoria y la endozoocoria medidas cubren la práctica totalidad de las especies presentes en las áreas más frecuentadas por el ganado. Un mecanismo de dispersión tan efectivo contribuye a explicar por qué los síndromes de dispersión epizoócora están sobrerrepresentados en la flora invasora de por ejemplo Chile (Malo y Suárez 1997), hasta el punto de representar un problema de bioseguridad. Esto corrobora la visión de Trakhtenbrot *et al* (2005) de que la LDD no siempre es un proceso con aspectos positivos, y que cuando es excesivamente efectivo facilita los procesos de invasión biológica (ver Introducción de esta tesis doctoral). De forma relevante para la biología de las especies invasoras, en los trabajos a nivel local mencionados se observa una gran cantidad de propágulos de *Bromus tectorum* atrapados en las pieles de las ovejas, especie considerada una de las peores invasoras de Norteamérica (Novak y Mack 2001).

Finalmente, en el trabajo desarrollado en el Capítulo III también destaca la modelización hecha con los datos observados en campo, que se apoya en

⁴ La singularidad de los resultados de este trabajo mereció una reseña en la sección Editor's Choice de la revista *Science*, vol 312 nº 5782



una función de probabilidad de pérdida constante y se puedan ajustar a una curva de dispersión matemáticamente simple, la curva de dispersión de cola algebraica formulada por Portnoy y Wilson (1993). Después se ha comprobado que estos procesos en general sufren de cambio (reducción progresiva) en la probabilidad de caída de la semilla. En un trabajo posterior que utilizó en parte estos datos de campo, junto con otros de dispersión epizócora, se mejora el ajuste con una función de potencia exponencial de tan sólo dos parámetros (Bullock *et al* 2011), que mejora la comprensión del proceso de adherencia y desprendimiento de las semillas a la superficie del animal. La adherencia es mayor en las semillas que tardan más en caer, por haberse enterrado más profundamente en el pelo del animal, y las adaptaciones morfológicas a la adhesión también se traducen en una adherencia mayor.

El principal depredador de semillas de los pastizales estudiados, las hormigas del género *Messor*, ejerce una presión muy intensa sobre las semillas contenidas en las heces de las ovejas. Sin embargo, en principio no impactaría de forma decisiva sobre la capacidad de las ovejas trashumantes de generar dispersión a larga distancia o LDD, puesto que la mayoría de las semillas defecadas por éstas escapan a la depredación (**Capítulo IV**). Se confirma que las hormigas son capaces de detectar las heces en las que van contenidas las semillas. La mayor parte de dichas heces son retiradas por las hormigas en el periodo estival en el que éstas están activas; sin embargo, al final de la primavera y al comienzo del otoño, cuando los rebaños trashumantes están en movimiento, su actividad es mucho menor, porque las condiciones microclimáticas se tornan desfavorables para ellas (Azcarate *et al* 2007). El impacto de la depredación de semillas en términos de cantidad de semillas retirada en heces de oveja resulta limitado al final de la primavera (35% del total de las heces) e imperceptible al principio del otoño. Las implicaciones de cara a la dispersión de semillas en sistemas transhumantes se traducen en que, si bien los recorridos hacia la zona de veranada (predominantemente sur-norte en la Península Ibérica) es probable que sufran un impacto apreciable de depredación de hormigas, este impacto no alterará decisivamente la capacidad de las ovejas trashumantes de dispersar un gran número de semillas con gran diversidad de especies.

Comparativamente, este impacto es mucho menor que el que se produce durante todo el verano en los pastizales de tránsito, cuando los rebaños trashumantes ya han pasado. Aunque las heces de ovejas trashumantes, que contienen semillas dispersadas a larga distancia, pueden permanecer en los pastizales de tránsito, se observa que la atracción de las hormigas hacia las heces se extingue una vez éstas se secan, al cabo de unas pocas horas, lo que implica que las heces de ovejas trashumantes no se verán afectadas por los intensos fenómenos de depredación sobre heces que tienen lugar durante el verano.

Lo que es más importante, y basándonos en datos no publicados pero también recolectados en un trabajo complementario a esta tesis doctoral sobre la endozoocoria a nivel local (Fig. 4 del Capítulo IV), la depredación de semillas en heces por las hormigas afecta a un número reducido del total de especies que son dispersadas por las heces de la oveja. La diversidad de dichas especies en las heces alcanza su pico justo en la época de tránsito de los rebaños trashumantes hacia los pastos de verano. Una vez los rebaños trashumantes han pasado y la depredación por hormigas se eleva, y aunque el número de semillas dispersadas en heces se mantiene alto durante todo el verano, la diversidad de dicho espectro de dispersión desciende muy considerablemente. La dispersión en el movimiento hacia la zona de invernada (predominantemente norte-sur), aunque menos significativa en términos de cantidad de semillas transportadas que la anterior, sufre una depredación imperceptible en heces.

Estos resultados sobre la depredación de semillas en heces sugieren interesantes cuestiones teóricas. Por una parte, surge la pregunta de si ese 35% de heces afectadas durante el final de la primavera significa un impacto crítico en los fenómenos de LDD, por limitar las posibilidades de colonización. Estudios sobre el flujo génico en las poblaciones de plantas de las cañadas podrían solventar la cuestión. Por otra parte, surge de nuevo la pregunta mencionada más arriba de si la fenología de la producción de semillas es resultado de las condiciones climáticas, o si ha habido cierta presión selectiva que ha condicionado dicha fenología para favorecer la dispersión en esos momentos clave de migración animal. Como vemos,

la depredación por hormigas, dada su importancia, podría haber ejercido también cierta presión, aunque es difícil saber hasta qué punto. Los trabajos respecto a la depredación de semillas en heces escasean, y el Capítulo IV de esta tesis doctoral es el primer trabajo que estudia estos fenómenos en pastizales, así que existe demasiada poca información al respecto. Sin embargo, otro trabajo al respecto en el que ha colaborado el candidato a doctor (Azcárate *et al* 2010) intenta discriminar entre los diferentes factores que ejercen presiones de selección sobre las semillas. Para ello se midió el peso de las semillas, que es tal vez el principal carácter funcional de las mismas, o al menos el que mejor responde a los condicionantes de los pastos mediterráneos (Azcárate *et al* 2002). Se concluyó que, mientras que la aridez y una intensidad comparativamente menor de pastoreo sí seleccionan semillas significativamente más pequeñas, la intensidad de la depredación de semillas por hormigas y la fertilidad del suelo no resultan relevantes. Podríamos aventurar entonces que el clima y la herbivoría sí ejercen una presión significativa, pero que no es así con la depredación de semillas.

Otro aspecto importante de los resultados del Capítulo IV es que las hormigas están incorporando heces masivamente al suelo, lo que puede tener una influencia decisiva en el ciclo de nutrientes. Dado que para elaborar el estudio se controló la actividad de los escarabajos sobre las heces, es posible establecer la importancia relativa tanto de la actividad enterradora de éstos como de las hormigas. Una mejor información sobre este tema es importante en zonas áridas. Algunos autores mencionan que los herbívoros facilitan o aceleran la mineralización de la materia orgánica en pastizales, y por lo tanto su disponibilidad para las plantas, ya sea porque albergan microorganismos que son capaces de llevar a cabo esa tarea durante todo el año, incluyendo los momentos más secos (Savory 1999), o bien porque el metabolismo animal acelera los ciclos de descomposición (McNaughton *et al* 1997, Pastor y Cohen 1997, de Mazancourt *et al* 1999), especialmente para nutrientes de disponibilidad limitada (DeAngelis 1992:109). En ambientes secos tropicales la importancia de los escarabajos peloteros para esta función del ecosistema se reduce a las estaciones húmedas, siendo las termitas el mayor agente enterrador de heces en la estación seca y en el conjunto del año (Freyman *et al* 2008). Datos de la actividad de escarabajos



Escarabajo pelotero del género *Scarabaeus*.

recogidos durante el desarrollo experimental del Capítulo IV reflejan una situación similar en pastizales mediterráneos, impactando activamente en las heces sólo durante un breve lapso en la primavera y el otoño, cuando las condiciones de temperatura y humedad son óptimas. Las hormigas, como podemos ver en los resultados del Capítulo IV, actúan sólo durante el seco verano mediterráneo, y su actividad es mucho más significativa. Esto confirma que las similitudes entre la sabana y las dehesas mediterráneas podrían ir más allá de la estructura espacial (Joffre *et al* 1999).

Implicaciones del pastoreo para la sostenibilidad

La dispersión de semillas a larga distancia es una importante función mantenida por los rebaños extensivos en general, y más aún por los rebaños trashumantes. El pastoreo mantiene, sin embargo, otro tipo de funcionalidades en el ecosistema que han sido estudiadas en trabajos complementarios a esta tesis doctoral y que van ligados a estrategias concretas de manejo. Éste es un aspecto importante porque se puede concluir que para el mantenimiento de la función ecosistémica no basta

con mantener la ganadería extensiva en general. La figura del pastor que dirige al rebaño constantemente se ha comprobado que aumenta decisivamente la eficiencia en el uso del territorio, ajustando la presión ganadera a las zonas con mayor productividad vegetal, mientras que su ausencia y la sustitución por un sistema alambrado tipo “rancho” causa fuertes gradientes de sobre- y sub-pastoreo, lo que puede degenerar en degradación del suelo (Manzano *et al* 2011). Igualmente, el manejo del pastor es capaz de mantener niveles más elevados de biodiversidad (Manzano *et al* 2007a). La sustitución de la oveja por la vaca en muchos pastizales mediterráneos es otra estrategia que se ha generalizado a lo largo de la cuenca mediterránea para reducir el coste económico de los pastores (Grove y Rackham 2001), pero tiene consecuencias apreciables en los patrones espaciales de la vegetación, probablemente por el distinto tipo de perturbaciones que provocan tanto al defecar como al pisotear (Manzano y Malo 2007). Los cambios estructurales en el ecosistema pueden ocasionar cambios de estado con consecuencias no sólo en la diversidad de plantas, sino de artrópodos y otros organismos. A mayor escala, la heterogeneidad aportada por las vías pecuarias provoca un aumento significativo de la diversidad vegetal (Azcarate *et al* 2013).

La práctica pastoril en general y la trashumancia en particular proporcionan por lo tanto un gran conjunto de servicios ecosistémicos, que representan una importante contribución a la sociedad (Manzano *et al* 2012). Tal vez aún más importante sea comprender la significación global de estos resultados, ya que la trashumancia en España tiene su equivalente en los sistemas pastoriles móviles y los ecosistemas mediterráneos españoles guardan muchas similitudes con el resto de tierras áridas (Figura 2), que constituyen más del 40% de las tierras emergidas del planeta (Manzano 2012). Hasta qué punto la ganadería está proveyendo de servicios ecosistémicos que las poblaciones menguantes de herbívoros silvestres ya no son capaces de proveer es difícil de cuantificar, pero un buen principio sería hacer estudios comparativos sobre dispersión y otras funciones del ecosistema en ecosistemas dominados por herbívoros silvestres y domésticos con ecología alimentaria semejante, por ejemplo siguiendo el criterio de Hofmann (1989). Esto aclararía las opciones disponibles, especialmente si

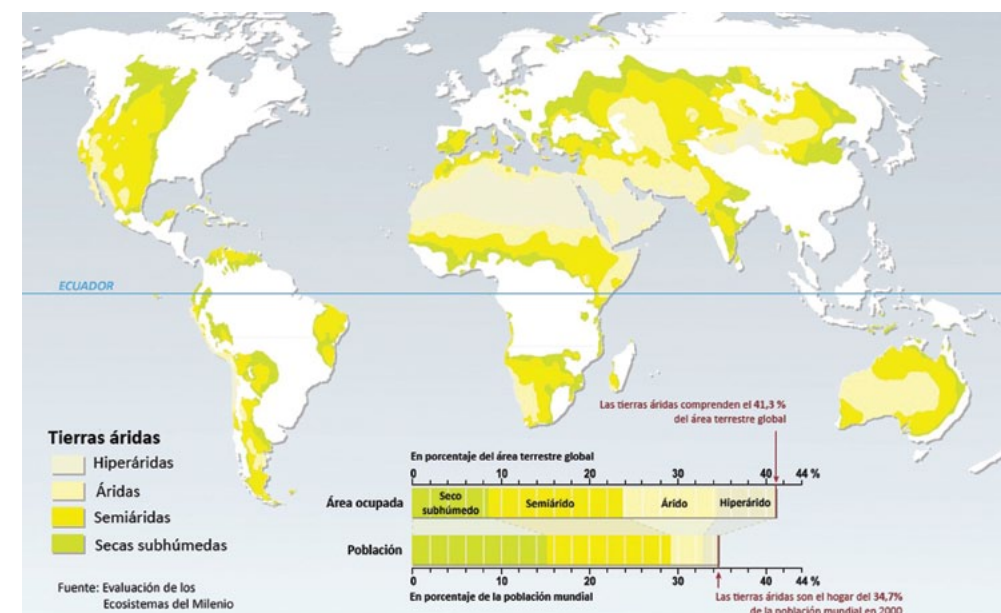


Figure 2. Extensión de las tierras áridas en el mundo.

el *rewilding* o recomposición de las comunidades de megafauna parece aún una opción lejana para ser socialmente aceptada de una forma masiva (Toledo *et al* 2011).

Futuro de la actividad trashumante

Las evidencias recopiladas en esta memoria de investigación deberían abrir espacios para una mejor valoración de la práctica trashumante. Como se ha comentado en el Capítulo I, la trashumancia sufre de forma particularmente grave el declive general de la actividad pastoril; ésta es una circunstancia que se repite en Europa y en otros países desarrollados. Las perspectivas tampoco son más halagüeñas para la supervivencia de la práctica en países en vías de desarrollo, vista la evolución reciente de las políticas que enmarcan la práctica pastoril (Manzano 2012). Sin embargo, y como se vio en la introducción de esta tesis doctoral, el paradigma de ver al pastoreo como una fuerza destructora ha cambiado en las últimas dos décadas, en parte gracias a la investigación realizada en múltiples



El futuro de la ganadería pasa por la incorporación de los jóvenes.

escalas por el grupo de investigación de pastos de la Universidad Autónoma de Madrid, como se aprecia en la revisión de los trabajos del grupo hecha por Manzano *et al* (2007b) así como en trabajos posteriores de Azcárate *et al* (2013) y Carmona *et al* (2013). Está claro que el mantenimiento tanto de una intensidad moderada de pastoreo como de la movilidad pastoril es necesario para preservar la funcionalidad ecológica, y más aún en una perspectiva de cambio global. Que la Organización de las Naciones Unidas para la

Agricultura y la Alimentación (FAO) haya comenzado a asumir la provisión de servicios ecosistémicos por parte del pastoreo (Hoffmann *et al* 2014) debería abrir la puerta a la incorporación de políticas más favorables a la práctica pastoril, pero también a generalizar la incorporación de los valores ambientales del pastoreo en la valorización económica de los productos ganaderos, como promueve la propia FAO con la iniciativa LEAP, la cual reúne a gobiernos, industria alimentaria y sociedad civil (Teillard *et al* 2015a, Teillard *et al* 2015b). Naturalmente, esto debería contribuir a la revitalización de la práctica pastoril a través de la promoción y creación de valor añadido para los productos ganaderos de calidad, de bajos insumos energéticos o de agroquímicos, alto valor social y de creación de empleo y generadores de conservación integral del territorio.

Conclusión final: aporte de esta investigación

A modo de conclusión final, el aporte de esta investigación es significativo en torno a:

❖ **Importancia de la ganadería trashumante en la historia ecológica reciente de España.** La trashumancia se ha practicado al menos durante los últimos dos milenios, probablemente más, moviendo una gran cantidad de cabezas al menos en los últimos siglos, y optimizando el uso del territorio. Su declive en los últimos años plantea importantes incertidumbres de cara a los procesos de cambio global..

❖ **Evidencias de dispersión a larga distancia (LDD) mediada por el ganado doméstico.** El ganado trashumante es capaz de dispersar semillas a grandes distancias, tanto a través de la epizootia como a través de la endozootia. Los datos sobre dispersión epizootica medidos en este estudio representan el evento de dispersión por herbívoros a más distancia observado directamente hasta la fecha.

❖ **Cantidad relevante de semillas dispersadas a grandes distancias.** La coincidencia en el tiempo de los desplazamientos trashumantes con el óptimo de maduración de las semillas de pastizal en la totalidad de los pastos recorridos, en el caso de los desplazamientos hacia los pastos de veranada, hace que se dispersen semillas en grandes cantidades. Así mismo, la disponibilidad de propágulos hasta el comienzo del otoño en los pastos de tránsito, hace que las semillas dispersadas en el tránsito hacia los pastos de invernada sean también numerosas.

❖ **Intensa depredación de semillas en heces, que sin embargo no afecta decisivamente a la funcionalidad de la LDD.** La depredación de semillas por parte de hormigas granívoras reduce en gran medida el total de semillas dispersadas, pero como la actividad de las hormigas se solapa muy poco con los tiempos de movimiento trashumante, su impacto en los procesos de LDD es escaso.



❖ **El pastoreo móvil mantiene procesos dispersivos intensos, lo cual puede ser fundamental para hacer frente al cambio global.** El ganado es capaz de dispersar cantidades apreciables de semillas a grandes distancias, y la dispersión a larga distancia es una funcionalidad ecológica que resulta fundamental preservar para minimizar los impactos del cambio climático. El mantenimiento del pastoreo móvil se presenta así como una pieza fundamental para la sostenibilidad.

❖ **La dispersión de semillas se enmarca en servicios ecosistémicos provistos por el ganado que resultan importantes para la sociedad.** El mantenimiento de las actividades pastoriles, incluida la movilidad pastoril, y la cultura que las estructura y sustenta, es fundamental para mantener las funciones ecosistémicas provistas por el ganado, incluida la dispersión a larga distancia, la optimización del aprovechamiento de tierras no aptas para la agricultura, el mantenimiento de la biodiversidad y la prevención de la degradación del suelo.

Referencias bibliográficas

- Azcárate, F.M.; Sánchez, A.M.; Arqueros, L.; Peco, B. (2002). Abundance and habitat segregation in Mediterranean grassland species: the importance of seed weight. *Journal of Vegetation Science* 13, 159–166. DOI: 10.1658/1100-9233(2002)013%5B0159:AAHSIM%5D2.0.CO;2
- Azcárate, F.M.; Kovacs, E.; Peco, B. (2007). Microclimatic conditions regulate surface activity in harvester ants *Messor barbarus*. *Journal of Insect Behavior* 20, 315–329. DOI: 10.1007/s10905-007-9074-3
- Azcárate, F.M.; Manzano, P.; Peco, B. (2010) Testing seed-size predictions in Mediterranean annual grasslands. *Seed Science Research* 20 (4), 179–188. DOI: 10.1017/S0960258510000176
- Azcárate, F.M.; Robleño, I.; Seoane, J.; Manzano, P.; Peco, B. (2013) Drove roads as local biodiversity reservoirs: effects on landscape pattern and plant communities in a Mediterranean region. *Applied Vegetation Science* 16, 480–490. DOI: 10.1111/avsc.12003
- Bullock, J.M.; Galsworthy, S.J.; Manzano, P.; Poschlod, P.; Eichberg, C.; Walker, K.; Wichmann, M.C. (2011) Process-based functions for seed retention on animals: a test of improved descriptions of dispersal using multiple data sets. *Oikos* 120 (8), 1201–1208. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2010.19092.x
- Carmona, C.P.; Azcárate, F.M.; Oteros-Rozas, E.; González, J.A.; Peco, B. 2013. Assessing the effects of seasonal grazing on holm oak regeneration: implications for the conservation of Mediterranean dehesas. *Biological Conservation* 159: 240–247. DOI: 10.1016/j.biocon.2012.11.015
- Cosyns, E.; Delporte, A.; Lens, L.; Hoffmann, M. (2005). Germination success of temperate grassland species after passage through ungulate and rabbit guts. *Journal of Ecology* 93, 353–361. DOI: 10.1111/j.0022-0477.2005.00982.x
- Couvreux, M.; Vandenberghe, B.; Verheyen, K.; Hermy, M. (2004). An experimental assessment of seed adhesivity on animal furs. *Seed Science Research* 14, 147–159. DOI: 10.1079/SSR2004164
- Couvreux, M.; Cosyns, E.; Hermy, M.; Hoffmann, M. (2005). Complementarity of epi- and endozoochory of plant seeds by free ranging donkeys. *Ecography* 28, 37–48. DOI: 10.1111/j.0906-7590.2005.04159.x
- de Mazancourt, C.; Loreau, M.; Abbadie, L. (1999). Grazing optimization and nutrient cycling: when do herbivores enhance plant production? *Ecology*

- 79, 2242–2252. DOI: 10.1890/0012-9658(1998)079%5B2242:GOANCW%5D2.0.CO;2
- de Pablos, I.; Peco, B. (2007). Diaspore morphology and the potential for attachment to animal coats in Mediterranean species: an experiment with sheep and cattle coats. *Seed Science Research* 17, 109–114. DOI: 10.1017/S0960258507708097
- DeAngelis, D.L. (1992). Herbivores and nutrient recycling. In: DeAngelis, D.L., Dynamics of Nutrient Cycling and Food Webs, Chapman & Hall, Suffolk, pp. 108–122.
- Freyman, B.P.; Buitenwerf, R.; Desouza, O.; Olff, H. (2008). The importance of termites (Isoptera) for the recycling of herbivore dung in tropical ecosystems: a review. *European Journal of Entomology* 105: 165–173. DOI: 10.14411/eje.2008.025
- Grove, A.T.; Rackham, O. (2001). Mediterranean Savanna: Trees without Forests. En: Grove, A.T. and Rackham, O. *The Nature of Mediterranean Europe: An Ecological History*. Yale University Press, Londres, Reino Unido, pp. 190–216.
- Hoffmann, I.; From, T.; Boerma D. (2014). Ecosystem services provided by livestock species and breeds, with special consideration to the contributions of small-scale livestock keepers and pastoralists. FAO Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture. Background study paper no. 66. <http://www.fao.org/3/a-at598e.pdf>
- Hofmann, R.R. (1989). Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78, 443–457.
- Joffre, R.; Rambal, S.; Ratte, J. P. (1999). The dehesa system of southern Spain and Portugal as a natural ecosystem mimic. *Agroforestry Systems* 45, 57–79. DOI: 10.1023/A:1006259402496
- Malo J.E.; Suárez, F. (1995). Herbivorous mammals as seed dispersers in a Mediterranean dehesa. *Oecologia* 104, 246–255. DOI: 10.1007/BF00328589
- Malo, J.E.; Suarez, F. (1997). Dispersal mechanism and transcontinental naturalization proneness among Mediterranean herbaceous species. *Journal of Biogeography* 24, 391–394. DOI: 10.1046/j.1365-2699.1997.00107.x
- Malo J.E.; Jiménez B., Suárez F. (2000). Herbivore dunging and endozoochorous seed deposition in a Mediterranean dehesa. *Journal of Range Management* 53: 322 – 328. DOI: 10.2307/4003440
- Malo, J.E.; Traba, J. (2006) Resolviendo viejos problemas con ideas nuevas. Un método para estimar potenciales de epizooticoria. 2º Congreso Ibérico de Ecología, Lisboa, Portugal, p. 97.
- Malo, J.E.; Peco, B.; Manzano, P.; de Pablos, I.; López-Merino, L.; Azcárate, F.M.; Oñate, J.; Traba, J.; Seoane, J.; Suárez, F. (2011). Seed dispersal by livestock promotes biodiversity conservation in agroecosystems. 12º congreso de la EEF, 25-29 Septiembre 2011, Ávila (España), p. 178.
- Manzano, P.; Levassor, C.; Malo, J.E. (2006) Dispersión endozoócora a larga distancia por ganado trashumante a lo largo de cañadas reales. 2º Congreso ibérico de ecología. Lisboa, Portugal. p. 24.
- Manzano, P.; Malo, J.E. (2007) Differential effects of cattle and sheep on the spatial structure of pastures dominated by *Poa bulbosa*. 49ª conferencia de la IAVS. Palmerston North, Nueva Zelanda, p. 160.
- Manzano, P.; Peco, B.; Levassor, C.; Malo, J.E. (2007a). Changes in small-scale species richness and evenness in a fine-scaled grazing gradient: the dynamic equilibrium hypothesis revisited. 49ª conferencia de la IAVS. Palmerston North, Nueva Zelanda, p. 123.
- Manzano, P.; Azcárate, F.M.; Malo, J.E.; Peco, B. (2007b) The importance of multi-level approaches to evaluate the effects of grazing in the Mediterranean. 50ª conferencia de la IAVS. Swansea, Reino Unido, pp. 65–66.
- Manzano, P.; Seoane, J.; Malo, J.E. (2011). Spatial patterns of grazing by sheep *Ovis aries* and the significance of shepherds in a Mediterranean pasture. IX Congreso Internacional de Pastizales. Rosario (Argentina). p. 359.
- Manzano, P. (2012). *Dimensión internacional de la trashumancia*. En: AA.VV. (2012) La Trashumancia en España. Libro Blanco. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid, pp. 20–27.
- Manzano, P. et al. (2012). *Servicios ambientales y culturales de la trashumancia: los servicios ecosistémicos*. En: AA.VV. (2012) La Trashumancia en España. Libro Blanco. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid, pp. 84–94.
- McNaughton, S.J.; Banyikwa, F.F.; McNaughton, M.M. (1997). Promotion of the Cycling of Diet-Enhancing Nutrients by African Grazers. *Science* 278, 1798–1800. DOI: 10.1126/science.278.5344.1798
- Nathan, R.; Schurr, F.M.; Spiegel, O.; Steinitz, O.; Trakhtenbrot, A.; Tsoar, A.

- (2008). Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology and Evolution* 23, 638–647 DOI: 10.1016/j.tree.2008.08.003
- Neto, M.S.; Jones, R.M.; Ratcliff, D. (1987). Recovery of pasture seed ingested by ruminants. 1. Seed of six tropical pasture species fed to cattle, sheep and goats. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 27, 239–246. DOI: 10.1071/EA9870239
- Novak, S.J.; Mack, R.N. (2001). Tracing Plant Introduction and Spread: Genetic Evidence from *Bromus tectorum* (Cheatgrass). *BioScience* 51, 114–122. DOI: 10.1641/0006-3568%282001%29051%5B0114:TPIASG%5D2.0.CO;2
- Pastor, J.; Cohen, Y. (1997). Herbivores, the Functional Diversity of Plants Species, and the Cycling of Nutrients in Ecosystems. *Theoretical Population Biology* 51, 165–179. DOI: 10.1006/tpbi.1997.1327
- Peco, B.; López-Merino, L.; Alvir, M. (2006). Survival and germination of Mediterranean grassland species after simulated sheep ingestion: ecological correlates with seed traits. *Acta Oecologica* 30, 269–275. DOI: 10.1016/j.actao.2006.05.004
- Portnoy, S.; Wilson, M. (1993). Seed dispersal curves: Behavior of the tail of the distribution. *Evolutionary Ecology* 7, 25–44. DOI: 10.1007/BF01237733
- Ramos, M.E.; Robles, A.B.; Castro, J. (2006). Efficiency of endozoochorous seed dispersal in six dry-fruited species (Cistaceae): from seed ingestion to early seedling establishment. *Plant Ecology* 185, 97–106. DOI: 10.1007/s11258-005-9087-y
- Razanamandranto, S.; Tigabu, M.; Neya, S.; Odén, P.C. (2004). Effects of gut treatment on recovery and germinability of bovine and ovine ingested seeds of four woody species from the Sudanian savanna in West Africa. *Flora* 199, 389–397. DOI: 10.1078/0367-2530-00167
- Reid, E.M. (1935). British floras antecedent to the Great Ice Age. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 118, 197–202.
- Ruiz, M.; Ruiz, J.P. (1986). Ecological history of transhumance in Spain. *Biological Conservation* 37, 73–86. DOI: 10.1016/0006-3207(86)90035-2
- Russi, L.; Cocks, P.S.; Roberts, E.H. (1992). The fate of legume seeds eaten by sheep from a Mediterranean grassland. *Journal of Applied Ecology* 29, No. 3, 772–778. DOI: 10.2307/2404487
- Sánchez, A.M.; Peco, B. (2002). Dispersal mechanisms in *Lavandula stoechas* subsp. *pedunculata*: autochory and endozoochory by sheep. *Seed Science Research* 12, 101–111. DOI: 10.1079/SSR2002102
- Savory, A. (1999) Mineral Cycle: the circulation of life-sustaining nutrients. In: Savory, A., *Holistic Management. A New Framework for Decision Making*, Island Press, Washington DC, pp. 141–148.
- Svenning, J.C. (2003) Deterministic Plio-Pleistocene extinctions in the European cool-temperate tree flora. *Ecology Letters* 6, 646, 653. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2003.00477.x
- Teillard, F.; Anton, A.; Dumont, B.; Finn, J.; Henry, B.; Maia de Souza, D.; Manzano, P.; Milà Canals, L.; Phelps, C.; Said, M.Y.; Vijn, S.; White, S. (2015a). A review of indicators and methods to assess biodiversity: application to livestock production at global scale. *Livestock Environmental Assessment and Performance (LEAP) Partnership*. FAO, Roma, Italia. DOI: 10.13140/RG.2.1.4125.9367
- Teillard, F.; Finn, J.; Said, M.Y.; Alkemade, R.; Anton, A.; Dumont, B.; Funes Monzote, F.R.; Henry, B.; Maia de Souza, D.; Manzano, P.; Milà Canals, L.; Phelps, C.; Vijn, S.; White, S.; Zerfas, H.P. (2015b). Principles for the assessment of livestock impacts on biodiversity. *Livestock Environmental Assessment and Performance (LEAP) Partnership*. FAO, Roma, Italia. DOI: 10.13140/RG.2.1.3126.5127
- Thomson, E.F.; Rihawi, S.; Cocks, P.S.; Osman, A.E.; Russi, L. (1990). Recovery and germination rates of seeds of Mediterranean medics and clovers offered to sheep at a single meal or continuously. *The Journal of Agricultural Science* 114, 295–299. DOI: 10.1017/S0021859600072683
- Toledo, D.; Agudelo, M. S.; Bentley, A.L. (2011). The shifting of ecological restoration benchmarks and their social impacts: digging deeper into Pleistocene re-wilding. *Restoration Ecology* 19, 564–568. DOI: 10.1111/j.1526-100x.2011.00798.x
- Trakhtenbrot, A.; Nathan, R.; Perry, G.; Richardson, D.M. (2005). The importance of long-distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity and Distributions* 11, 173–181. DOI: 10.1111/j.1366-9516.2005.00156.x
- Will, H.; Maussner, S.; Tackenberg, O. Experimental studies of diaspore attachment to animal coats: predicting epizoochorous dispersal potential. *Oecologia* 153, 331–339. DOI: 10.1007/s00442-007-0731-1

AGRADECIMIENTOS

o la larga historia de una larga, larga tesis

La parte más codiciada por los lectores de tesis, los agradecimientos, es la menos revisada, la más personal, tanto si se decide dejarlos asépticos como si se intenta abarcar mucho, como es mi caso. Sin llegar a hacer el formato artículo, ordenación con Canoco incluida, de un ilustre y admirado amigo (tal vez por miedo a la revisión por pares), yo dejo el postre para el final, a ver si hay suerte y en el camino se llenan las alforjas con otros saberes.

La lectura de la tesis supone la confirmación de un científico como tal, la toma de la alternativa. El doctorando tiene cosas que agradecer a quien le ayudó o le estimuló para continuar el camino hasta llegar aquí. Si este doctorando es un mal profesional, la comunidad científica querrá echar en cara las mismas cosas a las mismas personas. Para bien o para mal, es hora de buscar culpables.

Como mucha gente de mi generación, el primer culpable de que ahora yo esté aquí escribiendo estas líneas es Félix Rodríguez de la Fuente, principal causante de bastantes de las vocaciones que he observado en mis años de estudio y profesión. Con sus series televisivas fascinó a nuestras mentes infantiles e hizo darnos cuenta a todos del patrimonio natural de este país; a mí en concreto, también me hizo soñar con ver en libertad e incluso tocar un lobo... Igual que el rumbo que la brújula marca al principio del viaje, Félix influyó en mi camino de forma que si él no hubiese existido yo no sería la persona que soy hoy.

A continuación, mi madre se ocupó oportunamente de mantener viva esa llama, esa inquietud de averiguar el por qué de las cosas que nos mueve en esto de la ciencia. Comprando libros que me fueron formando (hasta a veces convertirme en un poco repelente), animándome a concursar para el "Premio Holanda" de jóvenes investigadores, respaldándome al cien por cien al escoger una carrera de elevadísimo paro y escasas salidas laborales, ayudándome incluso en el trabajo de campo muchas veces, confiando, en fin, en todo momento en mi capacidad, ella me ha dado desde siempre la tranquilidad y la seguridad en mí mismo para enfrentarme al problema que fuese.



Por Clara. Estupenda ilustradora y amiga querida. Gracias.

Aunque no fuese de ciencias naturales, mi excelente profesor de física y química en el bachillerato, José Manuel Aristegui, tuvo también una contribución decisiva para engancharme a todo lo que, sin ser la biología, la rodea y es necesario para comprenderla. De igual manera, las clases de filosofía con Concepción Benesenes y con José Luis Guerrero fueron clave para comprender la historia de la ciencia y del método científico, en aprender a divertirme pensando y en integrar el pensamiento multidisciplinar. Sin duda, contar con dos hermanas mayores, Nuria y Laura, inteligentes, muy bien formadas y de extraordinaria dialéctica, fue otro de esos pasos clave para formar mi capacidad de pensamiento complejo en esa fase de la vida donde acabamos de forjarnos.

Al poco de ingresar en la facultad conocí a otra persona, Paco Martín Azcárate, que también ha sido capital en el camino seguido. Excepcional científico con el que para mi fortuna formo un gran tándem, y aún mejor amigo con una lealtad a prueba de todo, gracias a él descubrí lo que es la ciencia con mayúsculas, además de ahondar en el mundo de las plantas y aprender a cultivar un huerto. Sus consejos desde entonces me han ayudado y lo siguen haciendo a tomar decisiones de todo tipo. Desde los detalles de un experimento hasta decisiones mucho más trascendentales en mi vida, hablar con él es siempre una valiosa guía.

Precisamente a través de Paco conocí a Juan, en un muestreo veraniego en Moncalvillo. Presentado por Paco y Laura como “le llamamos el Malo de lo inútil que es”, esa misma tarde me di cuenta de la broma al escuchar ciertos comentarios hechos sobre las hormigas y la fuerza bruta que les da su enorme número, que revelaban gran sentido común y conocimiento. Con el tiempo acudí a él para pedirle una Beca-Colaboración, con el consentimiento de Quico Suárez (ese monstruo de la investigación al que tanto echamos de menos, en lo formal y en lo informal) pues en un primer momento había entablado contacto con él. Aunque fue una muy buena experiencia trabajar con Juan, seguí probando en otros grupos de investigación y viendo mundo y le dejé “tirado” por ello nueve meses, cosa que él supo comprender cuando tras ese tiempo le pedí que me dirigiera la tesis. Por ello le estoy muy agradecido, así como por haber sido un

gran director. Agudo en diseños, consejos y explicaciones, paciente con los despistes, dejando que me manejase por mí mismo y que explorase los límites de mi curiosidad, pero a la vez siempre disponible para hablar y asesorar. Respecto a su calidad científica, recuerdo el comentario de Pedro Jordano cuando le pedí consejo para la elección de un grupo donde realizar una estancia breve: “Es difícil, cuando ya estás con lo mejor”.

También a través de Paco supe de Begoña, aunque no nos conocimos hasta que no me dio clase en quinto de carrera. Su larga experiencia y la calidad de la producción científica habida en su grupo de trabajo, ya sea por ella o por sus colaboradores, pero siempre con su dirección de orquesta, hicieron aún más atractivo el ingresar en un grupo que ya lo era por su temática, los pastizales. Con el tiempo, además, tras decepciones en tierras lejanas, me daría cuenta de la inmensa seguridad que da trabajar en marcos de investigación tan bien apuntalados como el que ella proporciona, tanto desde una perspectiva científica como, y no es casualidad, económica. Sus grandes conocimientos sobre la vegetación del pastizal fueron muy útiles en los largos muestreos de vegetación en Madrid.

Para rematar las influencias del grupo de pastos no puedo dejar de mencionar a Iker Dobarro. Se incorporó después de mí al grupo pero compartimos despacho y campo (incluidos nuestros propios momentos de personajes de Escobar con la C-15 hasta arriba de barro) durante mucho tiempo, además de amistad fuera. Nuestra interacción científica fue sumamente productiva además de, y no lo puedo entender de otro modo, divertida. Hemos pensado mucho sobre ciencia, sola o condimentada con su rol en la sociedad, y eso no puede ser más que muy estimulante, que es la manera de llevar el conocimiento un poco más allá de sus fronteras. La primera diapositiva de su presentación de tesis, y su elogio de la ciencia en la memoria de su tesis, son dos imborrables botones de muestra. Mereces un buen lugar en la ciencia, amigo.

A lo largo de la carrera se conoce gente que nos influye y nos estimula, contribuyendo a nuestra pasión por todo lo campestre. El primer gran

cambio sobreviene cuando se pasa del instituto, donde eres ese bicho raro un poco pesado al que le gusta tanto la biología, a encontrar buena gente con la que compartes pasión. Arrastraba a grandes biólogas como Carmen Galián y Vera Martos del instituto, pero en la facultad tuve el honor de trabar amistad con apasionados de la biología y buenos amigos. Cristina Romera y Javier Caso, en el pelotón de cabeza del doctorado, aunque les haya tirado más lo molecular. Yara Labrador, Ana Maroto y Mónica Patiño derivaron en una formación más técnica, pero son excelentes profesionales de la ecología e igual de válidas que cualquier doctor. Con Ana he compartido más tarde ese discurrir por el mundo de la ayuda al desarrollo que nos enriquece, también por conocer la cara menos conocida (o la cocina) de las ONGs. Mónica me acompañó con idéntica ilusión por las plantas que traíamos los dos de fábrica. Con Borja García Bueno, de currículo semejante al de Cris o Javi, comparto además de nuestra Prospe de la infancia (y la guardería) la pasión por el campo. Me alegro de que hayas triunfado en tu campo, pero siempre me dará pena que escogieses bata en vez de bota, porque los debates contigo me formaron e ilusionaron como con poca gente, y eres un amigo de los que siempre se agradece tener cerca y del que siempre aprendo. Y Carol de Miguel... una gran amiga con la que he compartido formación, pasión por el campo, intereses investigadores y de otros muchos tipos y también una tesis un poco interminable. Eres una gran doctora en ecología, espero que no se te olvide.

Actividades como la Asociación Vivero y Huerto o el Grupo Ornitológico Monticola propician el encuentro con apasionados del campo de otros cursos. Marta Benito, Laura Montero, Guillermo de Mendoza, Anna Messer, Juancho Calleja, Javier Seoane, Marta Ruescas, Elia San Miguel, Héctor Rodríguez, Paco, Laura Arqueros, Iván Torres, Nacho Flores, Daniel Pastor, María Morán, Graciela Gil, Miguel Sevilla ("yo conozco las edades del hombre"), María Pérez y Sole Martos, han sido gente con la que he disfrutado el campo mucho más. En mi año de beca Erasmus en Jena (Alemania) tuve la gran suerte de conocer a Hans-Ulrich Peter (Hup), que además de estimularme en la ecología me ha abierto muchas puertas. Antje Brückner, Sven Pompe y Heidi Domhardt, gracias por ser gente

tan maja y acogerme en tierras extrañas. Las primeras experiencias investigadoras, de las que aprendí mucho, con gente de esa que tiene una mente privilegiada, como Wolfgang Weisser o, más tarde, en Córdoba (Argentina) con Enrique Bucher. Allí también pasé muy buenos ratos con su discípulo Gerardo Leynaud. A continuación siguió una visita a la Antártida, gracias a Hup, que me marcó para siempre, y que compartí con gente estupenda que aprendía junto a mí y cuya amistad ya tengo para siempre: Sascha Braun, Christina Büßer, Katharina Bräutigam, Antje Brückner, Walter Vetter, Simone Pfeiffer... A toda esta experiencia se sumarían los trabajos con Juan Malo en la Autónoma y con Santiago Merino, acompañado de Gustavo Tomás, en el Museo Nacional de Ciencias Naturales, tras lo que seguiría mi estancia en Viedma (Argentina) durante dos meses con J. F. Masello y P. Quillfeldt. Aunque fue una experiencia desagradable también fue útil, pues pude aprender algunas cosas que se pueden aplicar en este trabajo y otras muchas que no se deben hacer nunca. Además tuve la suerte de conocer a Tina Sommer, persona con la que tuve conversaciones muy enriquecedoras sobre ciencia y otras hierbas.

Llegamos al momento en el que la tesis empieza. Aterrizo en un lugar tan estimulante como el TEG y las gentes del TEG. Lo primero era buscar rebaños con los que trabajar, para lo que conté con la ayuda y la compañía de Jorge Sánchez, a veces en cierta furgoneta con plantas de marisma germinadas en la alfombrilla del copiloto y con un repiqueteo continuo producto de goteras, pero no de fuera sino de la propia condensación interior. Hmmm, qué extraño, esto huele a travesura de Zipi y Zape... El ganadero Jorge Izquierdo, presidente de la Asociación de Ganaderos de la oveja Churra de Colmenar, raza autóctona de la Comunidad de Madrid, estuvo (y está) en todo momento dispuesto a colaborar en lo que haga falta y fue decisivo para encontrar los rebaños con los que finalmente trabajé. Éstos fueron los de Miguel Sanz y Tomás y Félix García, y aunque a la postre sólo investigase procesos en su finca de forma muy marginal en la tesis, la amabilidad y disponibilidad de Victoria Jusdado a colaborar en todo momento merece todo mi agradecimiento. Miguel Sanz merece una mención especial, pues además de ser una agradable e interesante compañía cuando muestreaba, ha consentido en dejarme hacer todo tipo

de pruebas extrañas en sus terrenos sin mostrar la más mínima resistencia. Al contrario, siempre ha mostrado curiosidad e interés, y por todo ello tiene mi agradecimiento y mi afecto.

Para extender la escala del estudio fue fundamental contar con las ovejas trashumantes, ese fabuloso acontecimiento organizado por Jesús Garzón. Sus conocimientos aparentemente sin límite sobre todo lo que ha pasado en la Península desde que Viriato vio la luz y sus estupendas fotografías siempre son de gran ayuda, como lo es que cuente con nosotros para cualquier evento relacionado con la trashumancia. Longinos Álvarez y M^a Eugenia Hidalgo siempre se han mostrado encantadores y colaboradores con nosotros, también dejando que les hiciésemos todo tipo de perrerías a sus animales y ayudando, junto con el primo de aquél, también llamado Longinos, en todo lo que podían.

Pasamos a la recogida y tratamiento de las muestras. Muchísima gente participó de una manera u otra ayudando en esta fase. Algunos ya con experiencia que resultó muy útil y de los que aprendí mucho, otros con muchas ganas y un buen futuro en esto de la ecología y la ciencia, y que con su implicación hicieron esta tesis bastante suya. Espero no haberme olvidado de nadie. Hay tres personas que merecen ser mencionadas en primer lugar, pues han ayudado en muchísimos de los procesos que indicaré a continuación. Son Soledad Martos, con infinita paciencia incluso desde antes de empezar la tesis a la hora de colaborar en todo tipo de marrones de investigación, y por propia experiencia la persona, junto con Juan Malo, que mejor conoce esta tesis; Daniel Pastor, con un entusiasmo fuera de lo común que hace que se le eche de menos en la ciencia; y mi madre, siempre incansable y llena de interés por lo que hago.

Primer muestreo: urbano, en la Universidad Complutense, aunque con una raza autóctona de la Comunidad de Madrid, la Rubia del Molar. Tras contar con la amabilidad de Jaime Thos para humillar a su pobre rebaño con la colocación de unos exclusivos pañales para sus ovejas, me veo en la tesitura de tener que sujetar a esos carneros que, aunque no bien entrenados, tenían suficiente fuerza para partírla la pierna a alguien. Mi

hermana Laura y Rubèn Serral, Eva Hoya, Irene García Díaz, fueron entre otros ya citados los que me ayudaron en esa empresa, no sin llevarse alguna picadura de pulga.

El segundo muestreo donde también requerí mucha ayuda, pues sujetar a un carnero trashumante (bien entrenado), consistía en contar las semillas coloreadas que tiene enganchadas al pelaje y apuntar en un papel es tarea imposible para una persona, conté con la ayuda de Talía Sainz, Ana del Cueto, Quentin Wauquiez, Víctor Pastor y Juan G^a Vicente. Peter Poschlod ayudó, además, a encontrar el tinte adecuado para las semillas. En otros muestreos relacionados con la parte más fecal de la trashumancia, Miriam Keller, Elia San Miguel, Sascha Braun, Christina Büber y Carla Huete echaron unas cuantas manos.

En los muestreos de Tres Cantos, ya sea recogiendo heces, dibujando mapas o experimentando con hormigas, me ayudaron Marina Tarancón, Borja Nozal "Tritón", Paco, Isabel de Pablos, Sara Hortal, Marta Busquets e Iván del Cueto, que tuvo así contacto con facetas de las hormigas que desconocía totalmente. Isa aprovechó los ratitos entre muestreos (todo el mundo que conozca la forma de muestrear en biología del comportamiento sabe a qué me refiero) para hacerme un precioso cuadro de mi zona de campo que me hubiera gustado usar para la portada y la contraportada de esta tesis, pero que me temo que se traspapeló en alguna de las incontables mudanzas, incluida la de parte del departamento de ecología desde el sótano al primer piso de la facultad. Iker Dobarro también echó una divertida mano experimentando con el epizoómetro. Para los muestreos de vegetación prestaron muchos su apoyo, como secretarios o como identificadores. Sobre todo la inigualable en conocimiento de los pastizales y divertidísima persona que es Catherine Levassor, que contribuyó con su humor y su café después de comer a hacer los muestreos de vegetación muy llevaderos, a pesar de las alergias incipientes, los calores y demás. Luis Rico (Pipo), Carolina de Miguel, Ángel Luis Pérez, Iker, Paco o Juancho Calleja arrimaron también el hombro.

La siembra de muestras de heces requiere de una muy tediosa fase

de preparación para la que conté con la ayuda de Graciela Gil, Miguel Sevilla, Javier Flores y Ana del Cueto. Las plantas que de allí germinaron requirieron cuidados durante momentos en los que yo no estaba. Gracias a Ana del Cueto, María Crehuet, Quique Moreno, Iker y Paco salieron adelante. Cuando ya estaban en su punto había que identificarlas, anotarlas y retirarlas de las macetas. Paco, Nacho y Lucía Sáez fueron de gran ayuda. La identificación de las plantas menos comunes, ya sea las recogidas en el campo o las germinadas en invernadero, puede ser una auténtica tortura para alguien que se define mucho antes como ecólogo que como taxónomo. Qué habría sido de mí sin la ayuda de Catherine, Helios Sainz, Consuelo Cebolla, Paco Lara o Paco Azcárate.

El procesado de la información geográfica es una herramienta nueva en general y para mí lo era mucho en particular. He aprendido mucho y salido de mil atolladeros gracias a Eladio García de la Morena, Juan Traba, Alberto Díez “el abuelo”, Diego Ruiz-Labourdette, Miguel Sevilla, Javier Seoane y mi fiel “Ortega”, Diego García Ventura. Qué pacientes habéis sido. También lo ha sido Ángel Baltanás cuando le he consultado algunas dudas estadísticas.

En estos temas de trashumancia vienen muy bien ciertas referencias bibliográficas no usadas normalmente por biólogos al ser de carácter histórico. Para esto me ha venido muy bien tener tan a mano y tan dispuestos a ayudar a mi hermana Laura y a Jesús Sánchez-Corriendo.

Esto por lo que toca estrictamente a la tesis. Pero para tener el entusiasmo suficiente para seguir con los mismos bríos, a mí me ha resultado fundamental contar con las dos estancias (y media) y los tres congresos que he visitado durante la tesis. En todos los casos salvo la estancia en Texas la aportación económica del Servicio de Investigación de la Universidad Autónoma de Madrid ha estado detrás. Desde aquí os mando mi agradecimiento por lo bien que os habéis portado. Qué fácil es trabajar con gente así. Gracias, Lola, porque con quien más trato he tenido ha sido contigo, por ser siempre tan amable y estar siempre tan dispuesta a ayudar. En estos viajes he tenido la suerte de trabajar, en Christchurch

(Nueva Zelanda), junto con Duane Peltzer, gran tipo del que he aprendido de estadística, de vegetación, de ciencia de la buena y de pasarlo en grande muestreando y asistiendo a congresos. Más de lo mismo en ese grupo donde se ha juntado tanto talento (y tan lejos, hay que ver), con esa gran amiga que es Nita Tallent, con Enrique Doblas, David Wardle, Susan Wiser, Wendy Ruscoe, Peter Bellingham e Hiroko Kurokawa. Miki Ensbey me dio la oportunidad de conocer al grupo ACERA de la Universidad de Melbourne y también me proporcionó unos cuantos ratos muy divertidos (además de alojamiento). Más tarde, en San Marcos (Texas), también he tenido la suerte de estar al lado de uno de los grandes y consolidados, un “pope” que no aparenta (en sentido positivo) serlo en nada. Es Michael Huston, con el que me gustaría que la historia de la ecología hiciese justicia. Allí también tuve la inmensa suerte de coincidir con Chris Nice y sus becarios, Lauren Lucas y Zach Gopfert, de los que aprendí mucho del potencial de la genética de poblaciones para estudios de ecología. Y compartí cañas, buenos ratos y amistad con un geógrafo, el típico gringo que no es en absoluto el típico gringo: Ryan McGillicuddy.

Para mantener el tirón es fundamental contar con buen ambiente en el trabajo. Las comidas en la facultad han sido un auténtico placer que ya se empieza a echar de menos por toda la gente que empieza a faltar. La parroquia que desplaza a los alumnos de las mejores mesas en la cafetería, donde se acabó de forjar el futuro trío que aterrorizará a las enfermeras del asilo: Jorge Sánchez y Sergio Velasco, el primero compañero en este esprint final de nuestra particular carrera de ultrafondo y el segundo nuestro más fiel y agradecido público aplaudidor, que hace ya rato que atravesó él mismo la meta y ha recuperado el resuello; os admiro, chicos, y os quiero; y compuesta esta parroquia también, muy a lo “equilibrio dinámico”, con entradas y salidas, por las y los inolvidables habitantes de Villabajo, Paloma Alcorlo, María Crehuet, Irene Lozano, Susana García Tíscar, Driss Ezzine, Lucas Gutiérrez, mi fiel Ortega, Conchi Piñeiro, María Muñoz, Mariajo Díaz, Adel el Anjoumi, Carmen Fernández (“píntala de verde, ¡píntala de verde!”), y de Villarriba, Isa, Iker, Paco, Nines Limón, Pipo, Berta Martín, Erik Gómez (¡esos crancos!), Pedro Lomas, Pedro Zorrilla, Laura Losada, Cristina de Miguel, Walter Geiger, Carla Louit, Diego Llusia,

María Castañeda, Ana Torres, Raquel del Pozo, Marga Gadea, Bea Pérez, Pablo Acebes, Paula Delgado, Irene Guerrero, Juan Aburto... aparte de gran parte de los ya mencionados como ayudantes de campo, claro. Tantas risas en las comidas, alguna que otra farra un poco crápula entre semana, alguna que otra excursioncilla, tantos debates tan chulos en esa burbujita de pensamiento progre que es la Autónoma...

Para seguir manteniendo el tirón hay que tener amigos que se rían del biólogo de las cacas y que te ayuden a desatascar. Ana, colega de farra, psicóloga recíproca, lectora de pensamientos, asistente de campo, compañera de sufrimiento en nuestros respectivos interminables doctorados... hermana encontrada, qué te voy a decir. Rafa, amigo incondicional sin el que no entiendo Barcelona, compañero de sufrimiento también con nuestras tesis. Antonio, Irene, compañeros de cole, aguantadores de rollo de biólogo, codescubridores de las clases de filosofía, que sois capaces de venir a verme al otro lado del mundo. Raquel, compañera de mil batallas, apasionada conocedora de los pastores y la trashumancia, quién me iba a decir a mí la primera vez que te oí cantar la canción de Valsaín que llegaríamos juntos tan lejos... Sergio Serrano, doctor MD y doctor investigador con ganas de tender puentes entre disciplinas, las mismas que las mías, y sobre todo persona con un inmenso sentido del humor a prueba de yogures de sabor raro, igual que Talía, ya mencionada. Carol, no sólo soportando que secuestre a Paco continuamente para ideas, muestreos y congresos, sino encima llevándolo con humor y dándome su amistad y su cariño que tanto valen. Jordi Ll., dejándome acceso wifi y un puesto en el cuarto de becarios de la UPC, y haciéndome reír y pasarlo bien, para que avanzase la tesis entre trabajo y trabajo eventual. Elena, Juanjo, Gonzalo, Lucho, Diego, Grex, Christoph, Óscar, María Delgado, María Labeira, Juanmi, Amayita, Eva, Viri, Idoia. Animán mucho los que llegan por detrás, con tantas ganas en el huerto: Sabi, Ananyta, Lucía, Junca, Cris Montero, Julita, Ventu... y fuera de él, Andrea, que vales un montón y estás llegando lejos. Encuentras ánimo en las escapadas por ahí fuera a los grandes Conquistadores (Josep, Fer, Nick y Gustavo), a Michael Ex, Chris, Bati, Emily, Volker, Michael Thaidigsmann... En Bosnia, intentando compatibilizar la tesis

con el trabajo en cooperación internacional, tuve la suerte de compartir amistad y risas con Adnan, Sanel, Edlin, Amra, Iskra, Juan, Isabel, Jasmijn, Drazen, Ilhan, Esma, Dušan e Igor. Y lo mismo en Nairobi, con grandes amigos que forman la tribu local, compuestos de esa variedad rara a la que no le da miedo vivir en un sitio que parece tan extraño y exótico. Son Javi, Santi, Blanca, Luis, Laura, Raquel, José Luis, Mónica, Fede, Nerea (esa peaso de maquetadora y también editora de vídeorl, por la gloria del pequeño ruiseñorl), Diego, Vane, Bruno, Carmen, Alfonso, Paloma, Jaime, Elaine, Lachlan, Sarah, Diane, y Elliot, o los más locales Claire, Razingrim, Masumi y Michelle. Jorge Torrens, fantástico compañero, divertidísimo amigo y profesor particular de ictología al que por siempre echaremos tantísimo de menos. Mención aparte en este trabajo científico merecen ese grandísimo e "insuficientemente conocido" biólogo llamado Iñaki Abella y ese grandísimo ecólogo con idéntica categoría de conservación llamado Geoffrey Howard. O en Roma con el cariño y el apoyo de Pilar, una hermana que de repente te da la vida y que ha sido fundamental para no hundirme teniendo a mi pequeña familia lejos, además del aporte de Mauro, Anna, Paolo, Emma, Francisco, Suzi, Dex, Jordi S., luchando él también en paralelo con la tesis, Lulu, Anoek, Paul, Adia, Mònica, Oliver o Vivian. Y mis amigos de lugar intangible, pero cercanos al corazón por ser como son y por provenir de las redes de pastores: el gran hermano que es Pablo Frère; la agudísima e inmejorable Marité; Lalji y Monika, ese gran tándem que al final me ha hecho adorar la India; el incansable, divertidísimo y mediterráneo Fagouri; Benjamin, que con su sencillez y paciencia ha conseguido armar una red que es referente en todo el este de África; Dodo y Blamah, los pastores hechos preparadísimos y estratégicos técnicos; Aboubacrine, la generosidad y el saber hacer de los tuareg; Khadija, la sabiduría de tantísima experiencia y lo reconfortante de tener su confianza; Hindou, con el carisma de una gran líder; Santi, mi antropólogo de referencia y un auténtico crack; Héva-Anne, su ilusión, su energía y sus ganas de aprender, Michael, que con sus increíbles fotografías y sus artículos es uno de los mejores aliados de los pastores; Shannon, todo un talento cuya buena ciencia y saber están al servicio de la causa noble del pastoreo. Con todos vosotros aprendo cada día.

Seguro que me he dejado a alguien importante, lo cual, pese a haber estado elaborando estos agradecimientos desde que empecé la tesis, es un gravísimo error. Ya se sabe cómo son los agradecimientos de las tesis; como decía Juancho en los suyos, son la parte más leída, y como muchos doctorandos sabemos, tal vez la más crítica para la posteridad. Mil disculpas por los olvidos que me empezarán a venir a la cabeza cuando ya sea irreversible.

Y también hay que tener el apoyo y el interés de toda la familia. Del interés en las reuniones familiares tanto de la parte materna como de la paterna, siempre atentos a cómo iba yendo esta eterna empresa. De la inmerecida admiración de mi hermano pequeño. Del orgullo de mi padre. Del cariño de mis primas y mis tíos. De esa amistad tan especial con Ángela. De esa continua preocupación llena de cariño de Miguel, mi suegro, viendo cómo – también – me adelantaba su hija con la tesis. De ese ejemplo de sacrificio, honradez y dedicación de mis abuelos, para llegar los paternos, desde su emigración de los olivares del sur, ese éxodo tan difícil y humilde, a una longeva ancianidad en la que observan con orgullo cómo tienen a todos sus nietos licenciados, algunos hasta doctorados o trabajando en Naciones Unidas. Pepa y Joaquín, sois nuestro orgullo, somos lo que empezasteis, y os lo debo. Antonio y María, ojalá pudierais vernos, donde quiera que estéis. Gracias.

Y por supuesto, mi familia incluye a mi pequeña familia, como se la presento a los incrédulos africanos que están acostumbrados a ver números más grandes para un “Mzee” (traducible como señor, o venerable) de 37 que no tenga problemas de fertilidad. Laura y Miguel, por vosotros todo merece la pena, todas las pruebas más duras que hemos pasado los tres. A vosotros va dedicada esta tesis.

Por último hay que agradecer al contribuyente que financiase esta tesis doctoral a través de diversas vías, aunque demasiado a menudo y más por regla que por excepción ese contribuyente ni comprende ni comparte el uso de ese dinero para fines de investigación científica, y mucho menos en materia de medio ambiente. En parte por falta de cultura científica y en

parte por la falta de valoración de la divulgación en el currículo científico¹. Tal vez de ahí el maltrato al que la ciencia es sometida mediáticamente, lo que da pasto a mucha y muy peligrosa pseudociencia, y también presupuestariamente, con vaivenes económicos que hacen inviables tan necesarias investigaciones a largo plazo y la consolidación en nuestro país de investigadores tan brillantes. Lo que es una auténtica lástima dada la inmejorable cantera que es nuestra idiosincrasia nacional, caracterizada por ser imaginativa, jovial y fundamentada en una cultura rica y antigua, con una larga historia de pensamiento complejo lejos de la caverna. En resumen: libre.

Supongo que ahora sería propio agradecer al inventor del eMule el haberme proporcionado el acceso a algunos programas cuya adquisición, dado lo magro del monto de los proyectos de investigación en nuestro país, ni se plantea; estos programas han mejorado mucho la calidad de esta tesis e incluso han posibilitado hacer análisis que de otra forma habrían sido imposibles. Pero a ver si van a estar Teddy Bautista y Ramoncín por ahí...

¹ Díaz, A. (2010). La falta de reconocimiento aleja a los científicos de la divulgación. <http://www.elmundo.es/suplementos/campus/2010/571/1266361203.html>

EPÍLOGO EN CITAS

Casi 14 años de tesis son muchos años. No puedo evitar aprovechar la ocasión para reflexionar sobre esa espada de Damocles pendiendo durante tanto tiempo sobre mí, y recordarla con un poco de humor.



"La creatividad nace de la angustia como el día nace de la noche oscura.

Es en la crisis que nace la inventiva, los descubrimientos y las grandes estrategias. Quien supera la crisis se supera a sí mismo sin quedar 'superado'.

[...] Es en la crisis donde aflora lo mejor de cada uno,

porque sin crisis todo el viento es caricia."

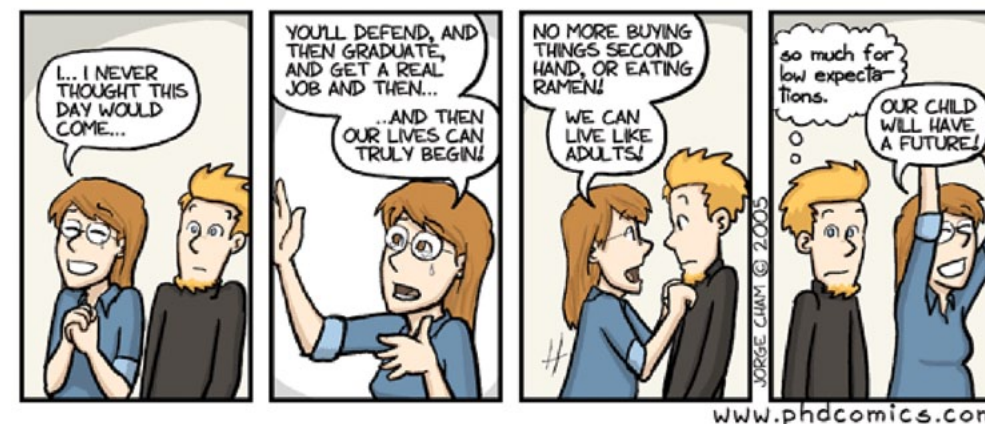
Albert Einstein

"Es tan notable en la constitución de nuestra naturaleza que terminas aprendiendo mucho más del dolor que de la bonanza."

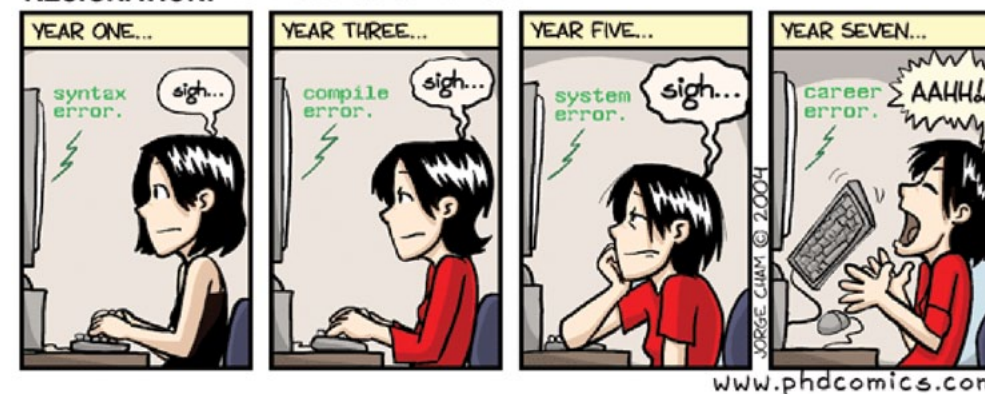
Pepe Mujica (documental *Human*).

"Hay estudiantes que les apena ir al hipódromo y ver que hasta los caballos logran terminar su carrera."

Woody Allen



RESIGNATION: THE EVOLUTION OF THE SIGH



La realización de esta tesis doctoral ha sido financiada por una beca y posteriormente un contrato en prácticas del Programa de Formación de Profesorado Universitario (FPU, ref. AP2002-1162) y por un contrato de técnico dentro del proyecto CGL2007-63382 del Ministerio de Educación y Ciencia, quien además financió una estancia breve en San Marcos, Texas (EEUU). El trabajo de campo, laboratorio y gabinete fue financiado por los proyectos AMB 99-0382, REN2003-01562 y CGL2007-63382 de la Comisión Interministerial de Ciencia y Tecnología (CICYT). La Universidad Autónoma de Madrid, además de proporcionar la infraestructura para realizar esta tesis, financió a través de su Servicio de Investigación una estancia breve en Christchurch, Nueva Zelanda, y dos congresos internacionales que influyeron decisivamente en la maduración y ampliación de conocimientos del doctorado y, por lo tanto, en el resultado final.